

# Estrategia de vida de una especie longeva y migratoria



Marta Cruz Flores

Tesis doctoral 2020





## **Diseño editorial**

Blanca Moncunill Solé

<http://maquetaciontesisdoctorales.yolasite.com>

[maquetaciontesisdoctorales@gmail.com](mailto:maquetaciontesisdoctorales@gmail.com)

## **Portada y contraportada**

Dibujo: Óscar Cruz Sánchez

Diseño: Salvador Solé

## **Fotos de sección**

Introducción general: Tomás Andrade

Objetivos: Tomás Andrade

Capítulo 1: Juan Bécares

Capítulo 2: Marcel Gil

Capítulo 3: Tomás Andrade

Capítulo 4: Raül Ramos

Capítulo 5: Juan Bécares

Discusión general: Javier Gómez

Conclusiones: Javier Gómez

Referencias generales: Javier Gómez

Anexo 1: Tomás Andrade

Anexo 2: Javier Gómez



Esta tesis está sujeta a la licencia: Reconeixement-NoComercial (cc by-nc)

Esta tesis ha sido parcialmente financiada por una ayuda para personal investigador predoctoral en formación de la Universitat de Barcelona



UNIVERSITAT<sup>DE</sup>  
BARCELONA

## **ESTRATEGIA DE VIDA DE UNA ESPECIE LONGEVA Y MIGRATORIA**

Life history of a long-lived,  
migratory species

**Marta Cruz Flores**

Tesis Doctoral, 2020







UNIVERSITAT DE  
BARCELONA

Facultad de Biología  
Departament de Biologia Evolutiva,  
Ecologia i Ciències Ambientals  
Programa de Doctorat en Biodiversitat HDK04

## **ESTRATEGIA DE VIDA DE UNA ESPECIE LONGEVA Y MIGRATORIA**

Life history of a long-lived,  
migratory species

Memoria presentada por:

**MARTA CRUZ FLORES**

para optar a grado de Doctora por la Universitat de Barcelona

La doctoranda:

Marta Cruz Flores

Director:

Director y tutor:

Dr. Raül Ramos García

Dpt. Biología Evolutiva, Ecologia i Ciències Ambientals

Facultat de Biologia

Universitat de Barcelona, Espanya

Dr. Jacob González-Solís Bou

Dpt. Biología Evolutiva, Ecologia i Ciències Ambientals

Facultat de Biologia

Universitat de Barcelona, Espanya





*"The cure of anything is salt water -  
sweat, tears, or the sea"*

*Isak Dinesen*





## AGRADECIMIENTOS

Dicen que es de bien nacidos ser agradecidos, y aquí por fin van mis agradecimientos a tantas personas que han formado parte de esta aventura, no sólo de la tesis, si no de lo que soy hasta el día de hoy.

Primero, y por protocolo, quiero dar las gracias a mis directores, Jacob González-Solís y Raúl Ramos, por todo lo que me habéis enseñado en estos años.

Fuera del protocolo, me gustaría empezar los agradecimientos cronológicamente... Gracias principalmente a mis padres, **Carmina** y **Félix**, no sólo porque os debo la existencia, si no por toda la educación y los valores que me habéis dado. Gracias por el apoyo económico sin el cual hubiese sido imposible hacer una carrera y terminar este doctorado de una forma decente. Y, por supuesto, gracias por todo el cariño y el apoyo incondicional. Os quiero mucho aunque os lo diga poco. Papá, estoy muy feliz, no sólo de que consiguieses verme hacer la comunión, si no de que también llegues a verme ahora ser doctora en biología (que supongo que en mi mundo debe ser como casarse jeje).

A mis hermanas, **Sonia** y **Bea**, por estar siempre a mi lado y por encargarnos de vuestra hermana pequeña y trotamundos, os quiero. A **Rubén**, porque eres como un hermano, y por llevarme a mi primer anillamiento de aves en el Parque de Polvoranca. A **Heli**, por todo tu apoyo en lo personal y en lo profesional durante tantos años. A mis sobrinos: **Iván**, **Álvaro**, **Samuel** y **Óliver**. Porque habéis traído la alegría a la familia y pasar un ratito con vosotros hace más llevadera la tesis. A todo el resto de familiares que me han apoyado en algún momento y, en especial, a mi primo **Óscar** por el original dibujo que ilustra esta tesis.

A mi profesor de biología durante la ESO, **Nacho**. Sacaste de mi la vocación por la biología. Gracias por haberme ayudado a confiar en mí cuando más lo necesitaba.

A mi amigo **Jorge**, porque, aunque la vida nos haga más y más diferentes, siempre estamos el uno para el otro. A **Cris**, amiga y compañera de viajes y buenos momentos. Gracias por todo tu apoyo durante estos años y por estar siempre ahí. A **Ana**, estoy muy contenta de seguir teniéndote a mi lado, gracias por todo tu apoyo estos años. A **Isa**, cuántos veranos de piscina y noches de paseo después de currar, y que siga siendo así. A **Bea**, espero muchas fiestecitas más pero sin que sean de Leganés a Leganitos. A **Luis**, amigo cactus, gracias por todos los momentos vividos. A **Manu**, gracias por aguantarme tantos años y por enseñarme cosas bonitas de la vida.

De la gran etapa de la universidad, a **Borja**, porque desde Guadyerbas eres una pieza clave. A **Arlo**, porque, aunque empecé diciéndote “tú quién eres” no lo volví a olvidar nunca más, eres genial y has sido siempre un foco de alegría en la universidad. A **Nacho**, por tu bondad y por tantos días juntos en la uni. A **David**, estoy feliz de haberte recuperado. A **Jessi**, compartir contigo un paraguas es complicado para alguien como yo, pero compartir cualquier otro momento es maravilloso. A **Sandra**, gracias por todos los momentos vividos y por estar siempre dispuesta a organizar una quedada. A **Ali**, porque tienes un corazón que no te cabe en el pecho, gracias por la parte que me toca. A **Alberto, Julio, Javi, Irene, Loreto, Concha, Felipe, María** por formar parte importante de esta etapa.

A los colegas de **SEO/Vanellus**, porque he aprendido mucho con vosotros. Y a los de **SEO-Alectoris**, por tantos buenos ratos de pajareo y tantas vivencias juntos: **Manu, Pablo C., Pablo S., Paco, Jorge G., Arturo, Sergio, Jorge A.** Especialmente a **Jesús**, por dejarme claro desde el primer momento lo importante que era conseguir buenas notas. A **Carlos Talabante**, por enseñarme tanto en el campo y por otros tantos momentos de amistad. A **Miguel**, por tantos buenos momentos que hemos compartido. A **Javier, Rubén y Hugo**, por compartir con nosotros la sabiduría de los veteranos. A **Antón**, por ser el gran descubrimiento en mi último año de carrera y convertirte en un imprescindible hasta el día de hoy. Gracias por tanto apoyo antes y durante la tesis.

Posteriormente, Alemania no hubiese sido lo mismo sin mis grandes compañeros: **Irene, Javi, David, Ana y Víctor**. Gracias sobre todo por las quedaditas madrileñas que tanto reconfortan.

Mi estancia en Alemania me ayudó a saber que quería hacer el doctorado, pero en España, así que empecé a llamar a varias puertas...

**Jacob**, nunca olvidaré la primera conversación por Skype que tuvimos de dos horas... Aunque no sabía lo que era un petrel de Bulwer, ha sido un gran descubrimiento: el mundo de las aves marinas, trabajar en una isla deshabitada, y hacer ciencia a un gran nivel. Gracias por haber creído en mi (o en mis notas jaja), y haberme dado la oportunidad de disfrutar de las aves de otra forma distinta a lo que conocía.

**Raül**, gracias por todo. Entiendo que debe ser muy cansado tener que enseñar y repetir siempre las mismas cosas, pero creo que he aprendido mucho de ti y espero que estés, aunque sea, un poquito orgulloso de lo conseguido. Gracias especialmente por todo el esfuerzo de la recta final.

Sobre el resto de miembros del Minions' team... **Laura Zango**, compañera de aventura en el primer año que fui a Montaña Clara. No imaginé que podrías convertirte en tan imprescindible para mi. Gracias por todo amiga y por acogerme en tu casa siempre con los brazos abiertos. A **Fernanda**, por ser todo humildad y haber alegrado los ratos que compartimos en el despacho. A **Vir**, porque dicen que el roce hace el cariño, y habiendo estado a medio metro digo yo que algo de cariño nos cogimos, ¿no? Eres una crack haciendo tu trabajo y gracias por haberme ayudado tantas veces. A **Jose**, por ofrecerme tu ayuda siempre o por no negármela después de tantas veces que te la he pedido. Eres un tío comprometido con las causas que consideras justas y eso me gusta. A **Teresa**, porque tienes una paciencia infinita, por ayudarme en mis primeros pasos analizando datos y por ser una gran compañera de piso y series. A **Leia**, jovenzuela que me hace sentir mayor, admiro mucho las narices que le echas a todo. A **Vero**, **Zuzana** y **Laura S.** por los ratitos compartidos. Y a las nuevas y frescas incorporaciones: **Mariona** (una parte de esta tesis es tuya), **Álvaro**, **Diego**, **Sarah** y **Fernando**.

También tengo que agradecer a todas las personas con las que he compartido campañas de campo. Especialmente a **Carlos**, por haber compartido isla (y vida) durante muchos años.

Gracias a los miembros de mi comisión de seguimiento (**Ana Sanz**, **María Dias** y **Luis Cardona**) por contribuir en la mejora de la tesis durante estos años.

Del resto de personas que “viven” en la Facultad de Biología tengo que agradecer... A **Oriol Kanals**, por tantos momentos juntos, por los consejos intercambiados y por estar siempre ahí. Gracias amigo. A **Oriol Cano**, por los ratos de fiesta y excursiones vividas, y por tu amistad llena de bondad. A **Francesc**, por ser la alegría del departamento, y porque puedes hacer que cada momento contigo que sea único. A **Alberto**, por ser la primera persona que me integró nada más llegar al a UB (siempre te lo agradeceré), y por ser siempre tan amable. A **Olatz**, por tantos ratitos sobre ruedas compartidos y alguna charla. A **Irene**, por tu eterna amabilidad y simpatía. A **Carol**, por tu continua sonrisa. A **Sergi** y **Marc** por compartir ratos de bicherío que tanto echaba de menos. A **Eli**, **Moisés**, **Jazel**, **Manolo**, **Fran**... y seguro que me estoy dejando gente... Gracias a todos por el apoyo en distintos momentos. Sin vosotros esta etapa hubiese sido mucho más complicada. A **Bárbara** por ser la mejor compañía que se puede tener, pues contigo fueron los días mucho más divertidos y amables viviendo en Barcelona. A **Manu**, **Elena** y **Manel**, por formar parte también de buenos momentos.

Agradecer a todos los colegas y amigos de SEO/Barcelona. En especial: **Laura**, **Chelo**, **Roge**, **Roberto**, **Maria José**, **Carlos**, **Tere**, **Salva** (gracias por el diseño de portada que te has currado y por tu paciencia!), y en especial a **Sara**, por ser la alegría del grupo y saber contagiarla y a **Javi** y **Montse** por ser mis papis barceloneses.

A todos los amigos de **XPRTS** patinadores sin los cuales mi última etapa en Barcelona hubiese sido aún más dura. Fuisteis un gran descubrimiento, aunque tardío, del cual me llevo grandes recuerdos y espero que podamos crear alguno más todavía. Especialmente, mil gracias a **Moni** y **Jordi**, sois los mejores.



Et, enfin, à toutes les personnes que j'ai connues pendant mon stage au CEFÉ (Montpellier) et qui en ont fait une période agréable. Principalement à **Roger Pradel**. Merci pour ton aide indéfectible. A tous les membres de l'ancienne équipe **BBP** et spécialement à **Julie**, pour avoir partagé beaucoup de moments et pour ta joie au quotidien; à **Lorelei**, pour m'avoir soutenue dans les moments les plus difficiles et à **Lucile** pour ton amabilité jamais démentie.

Et, surtout, à toutes les personnes qui ont partagé avec moi cette dernière étape de rédaction, qui ont été indispensables à mon quotidien: **Laura**, tenerte cerca es hacirme sentir como en casa; **Nico y Pili**, mil gracias por la ayuda infinita, risas y buenas charlas; **Mónica**, tu sonrisa es inconfundible e imprescindible; **Kevin**, merci pour ces bon moments; **Tim**, vielen Dank für deine Hilfe und Unterstützung (*birdwatching* kommt später); **María**, una despedida es necesaria para volver a encontrarse, y me alegra haberte vuelto a encontrar. A todos los colegas de los **Notinganprisa** por alegrarme los días, especialmente las **Ruths, Elvira y Mari Jose**. À **Nathalie et Stéphane**, pour m'avoir autant aidé depuis le premier jour de mon arrivée à Montpellier. Et par dessus tout, à **Didier**, pour avoir amené lumière et musique dans ma vie. Merci pour ton soutien inconditionnel.

Gracias a todos por haber formado parte de esta bonita etapa.

En Montpellier, a 02 de marzo de 2020

## ABSTRACT

Oceans are suffering from rapid environmental change, pointing to the need of multi-year studies on species that can inform us about the strength and direction of these changes. Oceanic environments are remarkably difficult to study, thus studying the Life History (LH) strategy of an oceanic predator may shed new light on the links between the oceanic environment, trophic resources and how these are used for survival, growth, and fecundity. These topics can be studied through different disciplines, such as demography, movement and trophic ecology, for which rapid technological and theoretical advances have opened new avenues of research. The improvements in capture-mark-recapture models, the increasing use of stable isotopes analysis (SIA) in diet and migration studies, together with the size reduction in tracking devices, offer the opportunity to study LH strategies of small species previously inaccessible. With the present thesis, I aimed to study the LH strategy of a small, long-lived, oceanic and migratory species, the Bulwer's petrel (*Bulweria bulwerii*; BP), in the Atlantic Ocean. Specifically, I aimed to delve into their foraging and migratory strategies and to understand the implications of reproduction on their trophic ecology and survival. Our results revealed that during the breeding period BP foraged mainly around the Canarian and Azorean waters to feed on mesopelagic prey. I showed that reproduction implies constraints (at spatial, activity, and trophic levels) and can carry a cost on survival, especially for BP females, while males seem to reduce this cost through sabbatical years. We evaluated and confirmed the potential of SIA as a good geographic marker to study migratory movements of marine predators. BP migrated to two main non-breeding areas, the Central and the South Atlantic, which implied different phenological and migratory strategies. BP showed to be resilient to environment changes during the non-breeding season, but more sensitive to them during the breeding season, resulting in a lower survival in years with higher sea surface temperature. Indeed, we inferred the increasing temperature of the oceans will sharply decrease BP survival, compromising their populations viability, and making them an excellent sentinel of the changes occurring in oceanic food webs.



## RESUMEN

Los océanos están sufriendo un cambio muy rápido. Esto evidencia la necesidad de estudiar especies a largo plazo que puedan informarnos sobre la magnitud y dirección de estos cambios. Los ambientes oceánicos son especialmente difíciles de estudiar, por lo que profundizar en la estrategia de vida de un depredador oceánico podría aportar luz sobre los vínculos entre el medio oceánico, los recursos tróficos y cómo estos son usados para supervivencia, crecimiento y fecundidad. Estas cuestiones pueden ser estudiadas a través de diferentes disciplinas, como la demografía, el movimiento animal o la ecología trófica, cuyos rápidos avances tecnológicos y teóricos han abierto nuevas posibilidades de investigación. Las mejoras en los modelos de captura-marcaje-recaptura, el aumento en el uso de análisis de isótopos estables en estudios de dieta y migración, junto con la reducción del tamaño de los dispositivos de seguimiento remoto, ofrecen la oportunidad de estudiar las estrategias de vida de especies pequeñas hasta ahora inaccesibles. Con la presente tesis, mi objetivo es estudiar la estrategia de vida de una especie pequeña, longeva, oceánica y migratoria, el petrel de Bulwer (*Bulweria Bulwerii*), en el océano Atlántico. Específicamente, mi objetivo es profundizar en las estrategias de alimentación y migratorias, y entender las implicaciones de la reproducción en su ecología trófica y su supervivencia. Mis resultados revelan que, durante el periodo de cría, los petreles de Bulwer buscan alimento principalmente alrededor de las Islas Canarias y las aguas de Azores, donde se alimentan de presas mesopelágicas. Muestro cómo la reproducción implica limitaciones (a nivel espacial, de actividad y trófico) y cómo puede suponer un coste en la supervivencia, especialmente para las hembras de petrel de Bulwer, mientras que los machos parecen reducir este coste mediante la toma de años sabáticos. Evalué y confirmé el potencial del análisis de isótopos estables como un buen marcador geográfico para el estudio de los movimientos migratorios de depredadores marinos. Los petreles de Bulwer migraron a dos áreas principales de invernada, el Atlántico Central y Sur, lo que implica diferencias en fenología y en las estrategias migratorias. Los petreles de Bulwer parecen ser resilientes a los cambios en el medio durante la invernada, pero más sensibles a ellos durante la época de cría, resultando en una menor supervivencia en años con mayor temperatura de la superficie del mar. De hecho, inferí que la creciente temperatura de los océanos disminuirá drásticamente la supervivencia del petrel de Bulwer, comprometiendo la viabilidad de sus poblaciones, y convirtiendo esta especie en un excelente centinela de los cambios que ocurren en las redes tróficas oceánicas.





## ÍNDICE

<b>Agradecimientos .....</b>	<b>ix</b>
<b>Abstract .....</b>	<b>xiii</b>
<b>Resumen .....</b>	<b>xv</b>
 <b>Introducción general .....</b>	 <b>1</b>
1. Estudio del medio marino.....	3
2. Teoría de Estrategias de Vida .....	4
3. Disciplinas .....	6
3.1. Demografía .....	6
3.2. Ecología del movimiento en animales .....	7
3.3. Ecología trófica .....	10
4. Técnicas de estudio .....	10
4.1. Captura-marcaje-recaptura.....	10
4.2. Tecnología de seguimiento remoto .....	13
4.3. Estudio convencional de dieta .....	14
4.4. Análisis de isótopos estables .....	15
4.4.1. Uso del análisis de isótopos estables en el estudio de la dieta.....	15
4.4.2. Uso del análisis de isótopos estables en el estudio de la migración .....	16
5. Aves marinas.....	17
6. Especie objeto de estudio .....	18

<b>Objetivos .....</b>	<b>21</b>
------------------------	-----------

## **Capítulo 1. Migración y ecología espacial de la población española de petrel de Bulwer.....27**

Abstract .....	29
Introducción.....	30
El petrel de Bulwer.....	31
Revisión de los conocimientos sobre la distribución de la población española de petrel de Bulwer .....	36
Metodología .....	38
Colonia y años de estudio.....	38
Métodos de captura y marcaje.....	38
Geolocalizadores por niveles de luz .....	39
Registradores GPS.....	40
Seguimiento de la reproducción y estudio de la dieta .....	40
Análisis de datos.....	41
Distribución anual .....	41
Fenología.....	42
Ecología espacial durante el periodo reproductivo.....	42
Estrategias de migración a nivel metapoblacional .....	44
Análisis del comportamiento de actividad en el mar .....	44
Resultados y discusión .....	46
Distribución anual .....	46
Ecología espacial durante el periodo reproductivo .....	48
Migración y ecología espacial durante el periodo invernal .....	53
Estrategias de migración a nivel metapoblacional.....	59
Análisis de comportamiento de actividad en el mar.....	60
Estudio de la dieta durante el periodo reproductivo.....	64
Retos del futuro .....	70
Bibliografía .....	74

## **Capítulo 2. Using marine isoscapes to infer movements of oceanic migrants: the case of Bulwer's petrel, *Bulweria bulwerii*, in the Atlantic Ocean.....79**

Abstract and keywords.....	81
Introduction .....	82
Materials and methods.....	83
Study species and sampling strategy .....	83
Bird tracking data (GLS) .....	84

Feathers sampling and stable isotopes analyses (SIA) .....	84
Spatial and statistical analyses .....	85
Results .....	86
Discussion .....	90
References .....	93
S1 File. Bird tracking data by Global Location Sensing loggers .....	95
S2 File. Stable Isotopes Analyses (SIA).....	96
References.....	99

### **Capítulo 3. Will climate change also affect (sub)tropical species? Predictions from Bulwer's petrel populations across the NE Atlantic Ocean .....101**

Abstract and keywords.....	103
Introduction .....	104
Materials and methods.....	105
Species and study populations .....	105
Capture-mark-recapture sampling strategy .....	106
Tracking data .....	108
Environmental data .....	108
CMR models and statistical analyses .....	109
Climate change effects .....	109
Results .....	110
GOF test results .....	110
Best-supported model.....	110
Climate change effects .....	110
Discussion.....	114
Effect of the breeding area SST on survival .....	114
Bulwer's petrel under a climate change scenario .....	115
References.....	116
S1 File. Bird tracking data by Global Location Sensing loggers .....	119
References.....	119
S2 File. Environmental variable data .....	120
S3 File. Model definition, goodness-of-fit (GOF) tests and results.....	121
References.....	123

### **Capítulo 4. Breeding constrains on the trophic ecology of a small-sized, long-lived seabird, the Bulwer's petrel.....125**

Abstract and keywords.....	127
Introduction .....	128

Materials and methods.....	129
Study species and sampling strategy .....	129
GPS programming and processing.....	130
GLS data and processing .....	130
Stable Isotopes Analyses.....	131
Statistical analyses .....	132
Results .....	133
Spatial distribution.....	133
At-sea activity.....	135
Isotopic niche .....	135
Discussion .....	137
References.....	139
S1 File. Light and activity data .....	143
References.....	145
S2 File. Stable Isotopes Analyses (SIA).....	146
References.....	150
S3 File. Bulwer's petrel diet.....	151

## **Capítulo 5. Reproduction cost on survival and reproductive skipping behavior in a small long-lived seabird .....153**

Abstract and keywords.....	155
Introduction .....	156
Materials and methods.....	157
Species and study populations .....	157
Capture-mark-recapture sampling strategy .....	157
CMR models and statistical analyses .....	157
Results .....	158
Discussion .....	161
References.....	162
S1 File. Model definition, goodness-of-fit (GOF) tests and results.....	165
References.....	167

## **Discusión general.....169**

1. Estrategia de búsqueda de alimento del petrel de Bulwer.....	171
2. Estrategia migratoria seguida por el petrel de Bulwer .....	173
3. Implicaciones de la reproducción en la ecología trófica y supervivencia del petrel de Bulwer .....	176
4. El petrel de Bulwer como centinela del medio marino oceánico.....	177
5. Posibles líneas de investigación futuras .....	178



**Conclusiones .....181**

**Referencias generales .....187**

**Anexo 1. Publicaciones .....197**

**Anexo 2. Figuras.....217**







---

## INTRODUCCIÓN GENERAL

---



## 1. Estudio del medio marino

En las últimas décadas los océanos están sufriendo cambios muy rápidos, generalmente con origen en la acción humana, que les están conduciendo a un acelerado deterioro. La sobrepesca, el aumento de la temperatura del agua, la acidificación y la contaminación (basura, fertilizantes, químicos industriales, plásticos...), son sólo una parte de las mayores amenazas de los océanos a nivel mundial (Bowmer & Kershaw 2010, WWF 2018, IPCC 2019). El deterioro de los océanos evidencia la necesidad de realizar estudios a largo plazo sobre el estado de estos. Sin embargo, la mayoría de los trabajos que se han realizado se centran en zonas costeras y neríticas, cuyo estudio resulta más sencillo y de fácil acceso que las zonas oceánicas, en detrimento del conocimiento de lo que ocurre en estas últimas.

Una forma indirecta de conocer lo que ocurre en los océanos es mediante el estudio de especies centinelas, que pueden aportar información sobre los componentes inobservables de los ecosistemas gracias a su capacidad de responder a los cambios en sus estructuras y funciones, como es el caso de muchos depredadores marinos (Zacharias & Roff 2001, Hazen et al. 2019). Hazen et al. (2019) proponen el estudio de diferentes atributos medibles de los depredadores marinos (como el estudio de su demografía, reproducción, movimientos, dieta y su morfología) como instrumentos para reconocer cambios en los procesos ecológicos de los ecosistemas marinos a diferentes escalas. Por tanto, abordar algunos de estos atributos (que forman parte de las estrategias de vida de las especies) en especies centinelas oceánicas, permitirá incrementar la comprensión del estado actual de los ecosistemas marinos oceánicos, y ofrecerá la posibilidad de medir la magnitud y dirección de los cambios que se produzcan en ellos en el futuro.

## 2. Teoría de Estrategias de Vida

La Teoría de Estrategias de Vida (o *Life History Theory* en inglés) es aquella que trata de explicar cómo la Selección Natural y otras fuerzas evolutivas modelan el ciclo de vida de los organismos para optimizar la distribución de recursos disponibles entre crecimiento, supervivencia y reproducción (Figura 1; Stearns 1992).

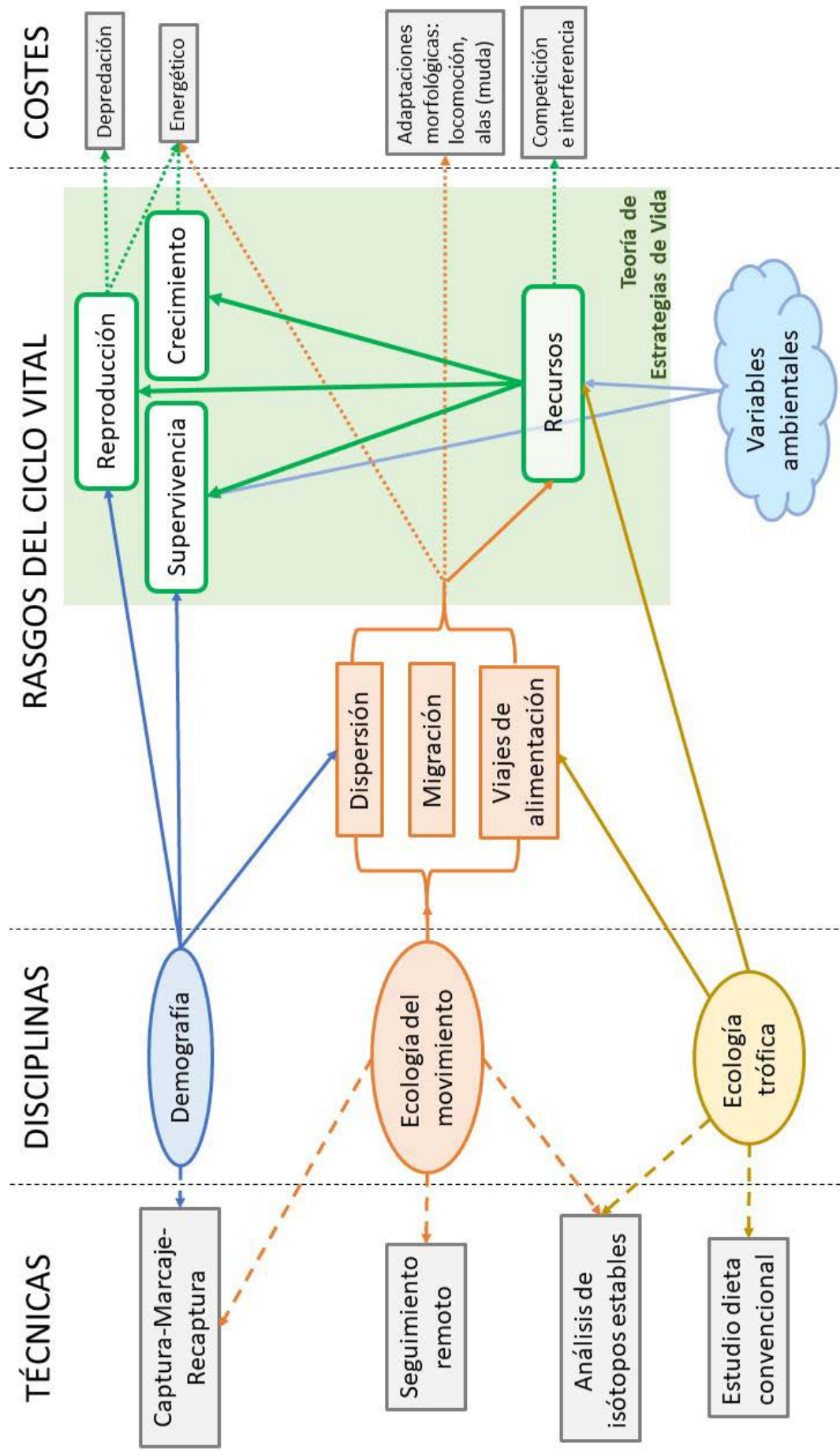
Las especies presentan diferentes estrategias vitales en función de un conjunto de rasgos o características. Estos rasgos están relacionados directamente con el crecimiento, reproducción y supervivencia, y sus interacciones determinan la eficacia biológica individual (o *fitness* en inglés; Stearns 1992). Ejemplos clásicos de estos rasgos son: el tamaño corporal al nacer; el patrón de crecimiento; la edad y tamaño de madurez sexual; el número, tamaño y proporción de sexos de la descendencia; las inversiones reproductivas específicas por edad y tamaño; los esquemas de mortalidad por edad y tamaño; y la esperanza de vida (Stearns 1992).

Los valores y las distintas combinaciones de estos rasgos vienen limitadas por factores internos de los individuos que generan balances o compromisos (*trade-off* en inglés) entre estos. Estos compromisos se producen cuando el incremento de inversión en uno de los rasgos produce una reducción de la inversión en otro (Braendle et al. 2001). Algunos de los compromisos más claros y generales es la relación que existe entre la inversión en la reproducción actual y el coste en supervivencia (Roff 2002) y la relación entre la fecundidad y el cuidado parental o, lo que es lo mismo, el número de descendientes y la cantidad de energía invertida en cada uno de ellos (Gross 2005).

Además, muchos de los rasgos se relacionan de forma que unos sólo tienen sentido a la luz de los otros. Por ejemplo, existe una relación entre la esperanza de vida de las especies con la edad de madurez (o edad de primera reproducción) y con el número de eventos reproductivos. De tal manera que, normalmente, son las especies de vida larga las que alcanzan la madurez de forma más tardía y que pueden reproducirse múltiples veces a lo largo de su vida (iteroparidad). Dichas especies no ponen todos sus recursos en un único evento reproductivo, pues su éxito reproductivo se basa en sobrevivir para reproducirse más veces a lo largo de su vida.

Ya que la Teoría de Estrategias de Vida engloba diversos rasgos de la vida de los organismos, su estudio puede abordarse a partir de múltiples disciplinas como demografía, genética, morfología, ecología, comportamiento o fisiología. En esta tesis nos centraremos en dos de estas disciplinas, la demografía y la ecología (distinguiendo entre la ecología del movimiento y la ecología trófica; Figura 1), para entender la estrategia vital y los compromisos existentes entre los rasgos de vida de una pequeña ave marina oceánica y migratoria.





**Figura 1.** Esquema de los rasgos de la Teoría de Estrategias de Vida y sus costes, abordados desde las diferentes disciplinas y técnicas que serán desarrollados y utilizados a lo largo de esta tesis.

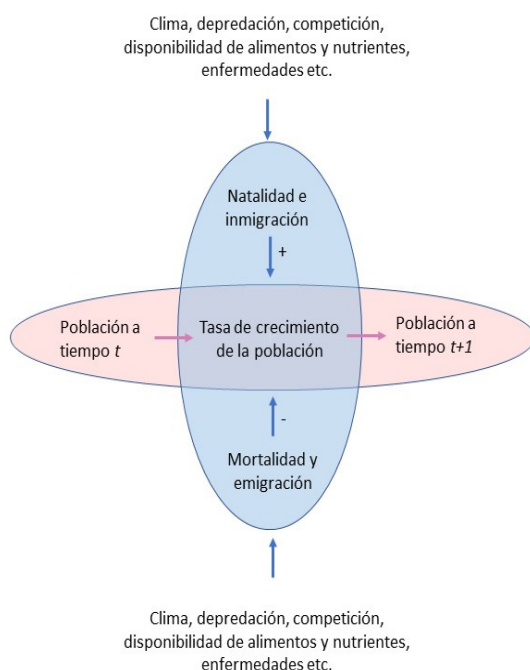


### 3. Disciplinas

#### 3.1. Demografía

La demografía es el estudio estadístico de la dinámica de poblaciones y cómo las poblaciones responden a cambios en los ambientes bióticos y abióticos. Se considera una población al conjunto de organismos de una misma especie que ocupa un espacio determinado en un momento concreto (Krebs 2014b).

Las poblaciones presentan diferentes características que no pueden ser aplicadas a los individuos, y la más básica es la densidad (Krebs 2014b). Los parámetros que afectan al tamaño de las poblaciones son la natalidad, mortalidad, inmigración (movimientos de individuos hacia el área ocupada por la población) e emigración (movimiento de individuos fuera del área ocupada por la población; Krebs 2014b).



**Figura 2.** Dinámica de poblaciones basada en la tasa de crecimiento de la población. Los cuatro parámetros presentes en el área azul determinan cómo cambia la densidad de la población. Figura adaptada de Krebs (2014).

La **natalidad**, en el caso de los animales, implica la producción de nuevos individuos mediante nacimiento (Krebs 2014b). Su magnitud depende del tipo de organismo, ya que la reproducción es compensada por otros rasgos de los individuos según su estrategia de vida. Por ejemplo, la fecundidad, entendida como la potencial capacidad reproductiva de un individuo, está inversamente relacionada al cuidado parental, de tal manera que los individuos ajustan su inversión en cuidado parental en función del número de descendientes que tienen (Gross 2005).

La **mortalidad** y su opuesto, la **supervivencia**, nos permiten conocer la edad a la que mueren los individuos de una población, o lo que es lo mismo, su longevidad. Estos parámetros están muy ligados a la estrategia de vida de los organismos, ya que las especies de vida larga y de vida corta presentan estrategias de vida muy diferentes. Por ejemplo, las especies de vida corta normalmente invierten más esfuerzo en cada evento reproductivo (pero menos cuidado parental por descendiente), mientras que las especies de vida larga tienden a retrasar la madurez sexual y

tienen bajas tasas de fecundidad (lo que supone un esfuerzo reproductivo más bajo en cada evento reproductivo, pero más cuidado parental por descendiente) en favor de su crecimiento y supervivencia adulta (Stearns 1992).

La **inmigración y emigración** (ambas englobadas en el término “**dispersión**”, *dispersal* en inglés) generalmente son poco considerada en estudios poblacionales, ya que muchas veces se presupone que son iguales y, por tanto, se anulan; o se considera que la dispersión tiene importancia reducida debido al tipo de hábitat. Sin embargo, la capacidad de dispersión es esencial en el ciclo de vida de muchos organismos, ya que este proceso ecológico produce flujo de genes entre poblaciones ayudando a prevenir la consanguineidad y, por tanto, permitiendo que las especies se adapten a los cambios en su medio gracias a la variabilidad genética. Algunas poblaciones son exportadoras de individuos (fuentes), mientras que otras son sostenidas por inmigraciones (sumideros).

Cualquier componente del ambiente, como la temperatura, humedad o lluvia, podría afectar a la natalidad, mortalidad y dispersión de los individuos, ya sea de manera directa, p. ej. a partir de procesos climáticos drásticos, o de manera indirecta, p. ej. a través de la abundancia de recursos (Figura 1). Cambios significantes en las variables ambientales podrían suponer graves consecuencias para la dinámica de las poblaciones, por lo que su estudio resulta primordial para conocer la viabilidad de las poblaciones en el futuro y, aún más si cabe, bajo la perspectiva del cambio climático.

Aunque existen diferentes metodologías para medir la densidad de las poblaciones (como el conteo directo de los individuos en un área o mediante el uso de cuadrantes), es la técnica de captura-marcaje-recaptura la que permite estudiar la densidad de las poblaciones y, además, calcular tasas de nacimiento y mortalidad (Figura 1). Esta técnica consiste en capturar y marcar una parte de la población, soltarla, y muestrearla de nuevo, de tal manera que la proporción de animales marcados en el siguiente muestreo debería ser representativa de la proporción marcada inicialmente en la población entera. Por su parte, las tasas de mortalidad y supervivencia son estimadas observando cuántos de los organismos marcados sobreviven desde el tiempo  $t$  al tiempo  $t+1$  (Krebs 2014b).

Además, los movimientos de dispersión han sido estudiados desde hace décadas gracias al uso de marcajes tradicionales y posterior recaptura de los individuos marcados (Figura 1). Sin embargo, el desarrollo de las tecnologías de seguimiento remoto en los últimos años ha revolucionado el estudio del movimiento animal (López-López 2016), dando luz a los movimientos de dispersión entre otros muchos (Figura 1). Estas dos técnicas (captura-marcaje-recaptura y tecnologías de seguimiento remoto) serán tratadas en profundidad en el apartado 4.

### 3.2. Ecología del movimiento en animales

La ecología del movimiento se ocupa de cómo las especies se mueven en relación con otros individuos, y en relación con su hábitat. Se considera como movimiento los cambios de posición de los individuos, poblaciones o parte de poblaciones, a una determinada escala temporal o espacial (Hansson & Åkesson

2014). La movilidad puede considerarse como un tipo de estrategia de vida, pues supone ciertas ventajas como moverse hacia donde están los recursos (por ejemplo, la comida), evitar la depredación, o llegar a sitios adecuados para la reproducción (Figura 1). Sin embargo, estos movimientos suponen un gasto considerable de tiempo y energía, y además pueden implicar la necesidad de desarrollar adaptaciones morfológicas (Figura 1). Por ejemplo, adaptaciones morfológicas para saber dónde dirigirse durante los movimientos (como equipamientos sensoriales para reconocer recursos, amenazas o parejas) o adaptaciones para permitir el movimiento (como patas, aletas y alas, implicando estas últimas el coste adicional de la muda de las plumas; Lindström et al. 1993, Barta et al. 2008, Hansson & Åkesson 2014, Coper & Blumstein 2015). Tanto es el coste que, por ejemplo, se ha visto que animales que realizan migraciones más largas presentan menor fecundidad (Bruderer & Salewski 2009). Por tanto, el movimiento tiene implicaciones en la estrategia de vida de las especies (Figura 1).

Los distintos tipos de movimiento se pueden clasificar en tres principales: de dispersión, de búsqueda de alimento y de migración (Hansson & Åkesson 2014). Cuando los recursos son de mayor calidad o están más fácilmente disponibles en determinados momentos del día o del año, la Selección Natural favorece los movimientos de dispersión o migración hacia los lugares donde se encuentran los recursos.

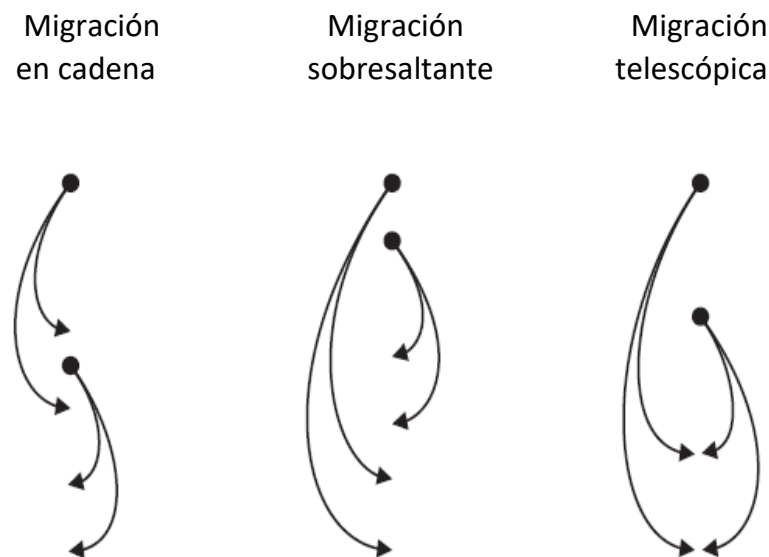
La **dispersión** se produce cuando los individuos, poblaciones o partes de la población se mueven hasta alcanzar nuevas áreas, sin volver al origen. Los movimientos de dispersión tienen tres fases (emigración, desplazamiento e inmigración; Baguette & Van Dyck 2007). Como ya se comentó en el apartado 3.1., estos movimientos de dispersión tienen una gran influencia en el tamaño de las poblaciones, ya sea por entrada de nuevos individuos o por salida (Benton & Bowler 2001).

El **movimiento de búsqueda de alimento** se produce cuando los individuos se mueven entre lugares de descanso, zonas de cría etc., y las zonas de alimentación de una manera predecible temporalmente. Generalmente ocurren a escala más corta que la migración.

La **migración** se produce cuando los individuos, poblaciones o partes de la población se mueven entre dos hábitats bien definidos con un fundamento temporalmente predecible. Se presenta en todos los grupos de grandes vertebrados, y también está muy extendida en invertebrados. Sin embargo, no hay un patrón de migración ligado a los diferentes taxones, lo que sugiere que el comportamiento migratorio es una respuesta evolutiva común a cambios periódicos y predecibles en las condiciones ambientales (Chapman et al. 2014). Las diferentes estrategias migratorias probablemente evolucionaron porque permitieron maximizar la supervivencia o éxito reproductivo de los individuos migradores en relación con aquellos que se quedaban durante todo el año en el mismo sitio, que posiblemente tenían que hacer frente a un cambio estacional en el ambiente.

En una misma especie, se pueden dar patrones no uniformes de migración entre sus poblaciones. Pero incluso se pueden dar variaciones en la migración dentro de una misma población (Chapman et al. 2014).

- **Variación en propensión y destino migratorio entre poblaciones.** Especies con distribuciones amplias pueden tener diferentes poblaciones experimentando ambientes muy diferentes y, por tanto, diferentes presiones selectivas (Chapman et al. 2014). Hay al menos tres patrones principales de movimientos poblacionales latitudinales:
  - **Migración en cadena** (*chain migration*): cuando las poblaciones mantienen su posición latitudinal relativa antes y después de la migración. Es decir, las poblaciones más norteñas durante la época de cría continúan siendo las más norteñas durante la época de invernada.
  - **Migración sobresaltante** (*leapfrog migration*): las poblaciones más norteñas sobrepasan a las más sureñas cambiando su posición latitudinal relativa entre la época de cría y de invernada.
  - **Migración telescópica.** Donde poblaciones de diferentes áreas de cría concurren en las mismas zonas de invernada.



**Figura 3.** Ilustración conceptual de los diferentes tipos de migración. Extraída de Chapman et al. (2014).

- **Variación en el comportamiento migratorio dentro de poblaciones.** Una de las formas más acusadas de variación dentro de poblaciones es la migración parcial, en la que la población está compuesta por individuos migradores y otros residentes. Los motivos por los que se producen pueden ser muy diversos, como evitar la competencia por la comida o los lugares de cría (Chapman et al. 2014).

Los movimientos de migración han sido abordados desde antaño gracias al estudio de animales marcados y sus posteriores recapturas, al uso de radares, así como al uso de marcadores químicos y moleculares como los isótopos (Bruderer 1997, Bairlein 2003, Méndez et al. 2020); y especialmente en las últimas décadas gracias a las tecnologías del seguimiento remoto. Las técnicas de captura-marcaje-recaptura, el uso de tecnología de seguimiento remoto y el análisis de isótopos estables serán desarrollados en el apartado 4.

### 3.3. Ecología trófica

La alimentación es un aspecto fundamental en el comportamiento animal, pues cada individuo debe coleccionar y optimizar el uso de los recursos para desarrollarse, sobrevivir, y reproducirse (Figura 1). La ecología trófica estudia la estructura de las relaciones de alimentación entre organismos de un ecosistema dado bajo la perspectiva funcional, así como sus comportamientos de alimentación. Las distintas formas de alimentación han evolucionado gracias a la Selección Natural para maximizar la ganancia de recursos que poder invertir en crecimiento, supervivencia y reproducción (Pyke 2019).

Uno de los aspectos más interesantes del estudio de la ecología trófica es conocer los componentes de las cadenas tróficas. La longitud de las cadenas está limitada a cuatro o cinco eslabones, pero diferentes cadenas pueden estar inter-ligadas dentro de una misma red trófica (Krebs 2014a). En algunos casos, en ecología se simplifican las redes tróficas, ya sea agrupando grupos taxonómicos, o limitando los estudios a una parte de la red para hacer los análisis más simples (Krebs 2014a).

A parte de la estructura de las cadenas tróficas, también es interesante estudiar el comportamiento de alimentación, pues supone una toma constante de decisiones. Debido a que los recursos requeridos generalmente tienen distribuciones irregulares y se agotan según se van consumiendo, se ha considerado generalmente que el acto de alimentarse supone los siguientes tipos de decisión: elección de la ubicación donde alimentarse, cuándo cambiar de ubicación y moverse a otro lugar en busca de más alimento, qué patrones de movimiento seguir dentro y entre parches de alimentos, y el tipo de dieta (es decir, la composición de presas consumidas; Pyke 2019).

La dieta y las cadenas tróficas pueden ser analizadas de forma directa a través del estudio de las presas (p. ej. mediante lavados estomacales o examinando egagrópilas) o de forma indirecta mediante el uso de isótopos estables en los consumidores, ya que las ratios de isótopos en las proteínas de los consumidores reflejan aquellas de las proteínas de sus presas de una manera predecible. Por su parte, los movimientos de búsqueda de alimentos y la toma de decisiones que pueden implicar, se estudian hoy en día gracias al empleo de tecnologías de seguimiento remoto, que permiten conocer con exactitud espacial y temporal las posiciones de los individuos marcados. Estas técnicas serán desarrolladas a lo largo del apartado 4.

## 4. Técnicas de estudio

### 4.1. Captura-marcaje-recaptura

Esta técnica implica la captura de un conjunto de animales y su marcaje (ya sea con anillas, marcas alares, epiteliales, etc.). Los animales marcados son soltados de nuevo en su ambiente y se permite su mezcla con el resto de la población. Posteriormente, se colecta una nueva muestra que posiblemente incluirá algunos de los animales anteriormente marcados (recaptura) y algunos individuos sin marcar. De forma general podemos decir que, usando la ratio de animales marcados y sin marcar, se puede estimar el número total de individuos en la población (Krebs 2014b).

Para realizar estimas poblacionales con captura-marcaje-recaptura pueden utilizarse diferentes modelos. La estima más simple es la del método de **Lincoln-Petersen** (1896), que se basa en un único episodio de marcaje de animales, su suelta, y un segundo episodio de recaptura de individuos para comprobar si tienen marcas. En este caso, se asume que una muestra aleatoria contendrá la misma proporción de animales marcados que en la población entera:

$$\frac{N}{M} = \frac{C}{R}$$

siendo  $N$  el tamaño de la población en el momento del marcaje,  $M$  el número de individuos marcados en el primer muestreo,  $C$  el número total de individuos capturados en el segundo muestreo, y  $R$  el número de individuos del segundo muestreo que están marcados.

Posteriormente, **Schnabel** (1938) extendió el método de Lincoln-Petersen a una serie  $n$  de muestreos en serie para obtener una estima poblacional:

$$N = \frac{\sum_{t=1}^n (C_t M_t)}{\sum_{t=1}^n R_t}$$

siendo  $t$  cada uno de los diferentes muestreos.

En estos dos métodos descritos las marcas utilizadas no tenían que ser individualizadas. Sin embargo, implicaban algunas asunciones (Krebs 1989):

1. Que es una población cerrada, por lo que la población total es constante. Por ello, si el muestreo se realiza en una población biológica (y no en un laboratorio o bajo condiciones controladas), los dos muestreos deben ser realizados en un corto periodo de tiempo.
2. Que todos los animales tienen las mismas oportunidades de ser cogidos en el primer muestreo.
3. Que el marcaje de los individuos no afecta a su capturabilidad.
4. Que los animales no pierden su marcaje entre dos periodos de muestreo.
5. Todas las marcas se registran en el momento de su descubrimiento en el segundo muestreo.

Finalmente, el método de **Jolly-Seber** (1965) permitió extender la técnica de captura-marcaje-recaptura a una situación más realista desde el punto de vista biológico: poblaciones abiertas, ya que las poblaciones están cambiando constantemente de tamaño debido a nacimientos, muertes y procesos de dispersión (explicados en el apartado 3.1). El intervalo de tiempo entre dos muestras no tiene que ser constante, y todos los animales en su primer muestreo tienen que estar sin marcar por definición. Las marcas deben ser individualizadas. En el segundo y subsecuentes muestreos, el total de animales cogidos pueden ser divididos en los no marcados y los marcados, para los cuales lo que se tiene en cuenta es cuándo fue la última captura de los individuos (Krebs 1989).

$\Phi_t$  = Probabilidad de supervivencia del muestreo en tiempo  $t$  al muestreo en tiempo  $t+1$  =

$$\frac{\text{Tamaño de la población marcada al cominezo del muestreo en tiempo } t + 1}{\text{Tamaño de la población marcada al final del muestro a tiempo } t}$$

Este método permitía estimar el tamaño de la población, tasas de supervivencia, y número de nacimientos. Sin embargo, este modelo seguía teniendo algunas asunciones como:

1. Que cada individuo tiene la misma probabilidad de ser capturado en un año  $t$ , independientemente de si ha sido marcado o no con anterioridad.
2. Cada individuo marcado tiene la misma probabilidad de sobrevivir de un año  $t$  al año  $t+1$ .
3. Los individuos no pierden sus marcas, y las marcas no son ignoradas durante la captura.
4. El tiempo de muestreo es insignificante en relación con los intervalos entre muestras.

Diferencias en la capturabilidad de los individuos (asunción 1) pueden deberse al comportamiento de los individuos cercanos al método de captura, el aprendizaje de los animales que han sido capturados una vez que evitan o facilitan ser atrapados de nuevo, y oportunidades desiguales de ser capturado debido a la localización del método de captura (Krebs 1989).

Estos modelos consideraban estados fijos, y fue creciendo la necesidad de comparar diferentes edades, sexos, y poblaciones, así como estudiar las probabilidades de cambios de estado (Pollock 2000). Sin embargo, esto no podía llevarse a cabo con los modelos de Jolly-Seber. Así, surgen los modelos estructurados en estados, o **modelos multiestados**, que permitían estimar de forma específica para diferentes estados el tamaño de la población y la supervivencia, así como la probabilidad de movimiento entre estados (Pollock 2000). Estos estados pueden ser zonas geográficas o, por ejemplo, diferentes estados reproductivos, de tal manera que se puede estimar la probabilidad de que un animal reproductor en el año  $t$  sea reproductor de nuevo en el año  $t+1$ . En estos modelos multiestado, la asunción de diferencias de capturabilidad puede ser examinada de forma óptima con el test de bondad de ajuste, por ejemplo gracias al Software U-CARE (Pradel et al. 2003, Choquet et al. 2009). Si esta asunción no se cumple, nuevas maneras de abordar la heterogeneidad en la capturabilidad han sido propuestas posteriormente (Cubaynes et al. 2010, Pradel & Sanz-Aguilar 2012).

En algunas ocasiones no es sencillo determinar el estado de un animal, principalmente en el caso de especies de difícil acceso, por lo que se presenta una incertidumbre no solo en su detección si no también en su estado. Pradel (2005) desarrolló una solución para incorporar incertidumbre en la identificación de los estados: los **modelos multieventos**. En estos modelos, no son los estados lo que se observan, si no los llamados eventos, que reflejan de alguna manera los estados subyacentes, que son el objetivo último del estudio.

A pesar de que la técnica de captura-marcaje-recaptura se ha usado generalmente para la estima de poblaciones, la captura y marcaje de animales también ha ayudado a conocer los movimientos de migración y dispersión de los animales, especialmente en grandes vertebrados (González et al. 1989, Gauthreaux 1996, Morris et al. 1996), principalmente cuando las tecnologías de seguimiento remoto no estaban tan desarrolladas como en la actualidad.

## 4.2. Tecnología de seguimiento remoto

Una limitación del marcaje y recaptura para el estudio del movimiento es que sólo permiten conocer el lugar de origen y de destino, pero no la ruta seguida. Los rápidos avances tecnológicos en el desarrollo de las tecnologías de seguimiento empezaron a permitir el estudio de las rutas de forma parcial o completa. Además, la continua miniaturización de los dispositivos permiten el marcaje de especies cada vez más pequeñas (por norma general se respeta la regla de que el dispositivo no debe superar el 3% del peso de los individuos; Phillips et al. 2003).

El uso de **radio telemetría** permitía desde antaño el seguimiento de especies migradoras que llevaban un radio transmisor de alta frecuencia en la espalda (**VHF**, *very high frequency*). Este método permite conocer de forma detallada el movimiento de los animales marcados y tiene un coste relativamente bajo. Sin embargo, este método implica un gran esfuerzo, debido a la corta distancia de recepción y a la necesidad de triangulación (Bridge et al. 2011, Dingle 2014).

Los avances tecnológicos relativamente recientes, resultaron en el desarrollo de los aparatos **PTT** (*Platform Transmitter Terminal*) y dispositivos **GPS** (*Global Positioning System*). Ambos usan satélites en órbita para enviar y recibir señales, respectivamente. Los PTT envían señales al sistema de satélites Argos, que es reenviada a centros de procesamiento donde se calculan las posiciones, se almacenan los datos y son puestos a disposición de los usuarios. Una de las mayores ventajas de este sistema es que no implica la recuperación del transmisor. Sin embargo, implica un error espacial de varios kilómetros y un elevado coste. Los dispositivos GPS, por su parte, reciben información de los satélites GPS para calcular las posiciones mediante triangulación. Este sistema presenta una gran resolución espacial, sin embargo, la resolución temporal depende de la batería y además es necesario recapturar el animal para descargar la información del dispositivo (Dingle 2014).

Algunos sistemas que utilizan receptores en tierra incorporan conjuntamente la comunicación por radio y un sistema de geolocalización (ya sean geolocalizadores por niveles de luz, explicados a continuación, o dispositivos GPS), como por ejemplo los sistemas **GPS-VHF**. Gracias a ello, los datos de localización de alta precisión almacenados pueden descargarse mediante una transmisión a corta distancia sin necesidad de recuperar al individuo marcado (Bridge et al. 2011). Sin embargo, estos sistemas tienen el inconveniente del número limitado de posiciones desde las cuales se puede producir el envío de la información, pues el animal tiene que encontrarse en el área de recepción del receptor. Por ello, los algunos avances han ido dirigidos al uso de la red telefónica para transmitir las localizaciones de GPS a través del sistema global para las comunicaciones móviles (**GPS-GSM**, *Global Sstem for Mobile communications*), presentando un grado de detección que hace frente al de la tecnología satelital. Sin embargo, los inconvenientes de este sistema es la necesidad de cobertura telefónica para la descarga de los datos, lo cual puede ser complicado en entornos marinos.

Uno de los grandes desarrollos para el seguimiento de animales migradores fue la invención de los **geolocalizadores** por niveles de luz (geolocalizadores en adelante; Dingle 2014). Este aparato consta de un sensor que graba y almacena los niveles de luz. Calculando la duración del día, que indica la latitud, y el mediodía solar,



que indica la longitud, se puede calcular la posición del individuo que lleva el geolocalizador. Los geolocalizadores son relativamente baratos, en la actualidad llegan a ser muy pequeños (menores de 1 g) pudiendo ser llevados por una gran variedad de especies, y son muy útiles para el estudio de la migración a grandes escalas (Dingle 2014). Sin embargo, implican la necesidad de recapturar al individuo para poder descargar los datos, y presentan un gran error de posicionamiento que durante años se ha considerado de  $186 \pm 114$  km (aproximadamente 2° de latitud y longitud; Phillips et al. 2004). Sin embargo, estudios recientes indican que la media de error es de hasta  $432 \pm 527$  km (Halpin et al., en preparación). Además, durante los equinoccios el cálculo de latitud no es creíble, pues la duración del día y la noche en estos períodos es la misma a lo largo de todo el globo. Así pues, el trabajo necesario para el procesado y análisis de los datos de luz es muy elevado. Sin embargo, se ha hecho y se sigue haciendo un gran esfuerzo en la implementación de algoritmos que permitan reducir el error de posicionamiento, así como el reducir el tiempo de análisis (Tremblay et al. 2009, Rakhimberdiev et al. 2015, Merkel et al. 2016).

Muchos de estos dispositivos, gracias a su tamaño cada vez más reducido y la capacidad de incorporar diferentes sensores, también permiten conocer nuevos detalles sobre la fisiología o actividad de los animales. Por ejemplo, los geolocalizadores incluyen unos conectores metálicos que registran la conductividad eléctrica a partir de la cual se infiere si el animal está en seco (posado en tierra o en vuelo en caso de las aves) o mojado (posado o sumergido en agua salada). Además los geolocalizadores permiten registrar la temperatura del agua, información que ha sido utilizada en diferentes modelos probabilísticos para incrementar la precisión de las localizaciones (Merkel et al. 2016).

### 4.3. Estudio convencional de dieta

El estudio convencional de dieta puede realizarse de forma directa analizando el contenido estomacal de los animales, los contenidos de las heces, o de regurgitados. Para analizar el contenido estomacal, se pueden aprovechar animales ya muertos (p. ej. atropellados) u obtener muestras de animales vivos mediante lavado estomacal. Para su análisis, la muestra se divide en diferentes elementos reconocibles según grupos taxonómicos, partes de plantas o categorías de tamaño, ya sea manualmente o por tamizado, sedimentación o decantado (Gallina 2015). Luego se seleccionan los elementos que permitan, con la ayuda de guías o claves dicotómicas, la identificación de las presas hasta el nivel de especie si es posible. Los resultados se procesan y generalmente se muestran en términos de frecuencia de aparición y abundancia de presas (Gallina 2015). Esta técnica es más eficaz en el estudio de la dieta de animales que ingieren su alimento sin desmenuzarlo, tal como ocurre en muchos reptiles y aves. Así mismo, el análisis de dieta se puede realizar a partir de muestras fecales o de regurgitados (p. ej. a través de egagrópilas), de una manera similar al examen de contenidos estomacales (Gallina 2015).

Este tipo de estudios presentan la ventaja de que se puede alcanzar una gran resolución taxonómica en la clasificación de las presas. Sin embargo, pueden estar sesgados por una infraestimación de presas con cuerpos blandos o de pequeño tamaño (que pueden ser digeridas completamente), o por una sobreestimación de presas con partes duras (Karnovsky et al. 2012). Por ello, resulta interesante combinar las técnicas de estudio convencional de dieta con análisis bioquímicos como el análisis de ácidos grasos o de isótopos estables (Karnovsky et al. 2012).

#### 4.4. Análisis de isótopos estables

Los isótopos estables son formas no radiactivas de elementos que tienen propiedades químicas similares, pero varían en su masa atómica debido a diferencias en el número de neutrones. Estas diferencias en masa dan lugar a diferencias en su cinética de reacción y en las energías de enlace, produciendo al final diferencias en las abundancias de isótopos en el producto final. Este proceso es lo que se conoce como fraccionamiento isotópico y es el causante de la diferencia entre la composición isotópica de los tejidos de los consumidores y los de su dieta. Esta diferencia es conocida como factor de discriminación. De los 118 elementos 54 presentan al menos dos isótopos estables, pero solo aquellos relacionados con la biosfera, la hidrosfera y la atmósfera son relevantes en los estudios de ecología. Estos son el carbono, nitrógeno, azufre, hidrógeno y oxígeno.

La composición isotópica de una muestra se expresa con la desviación isotópica o delta ( $\delta$ ) que se obtiene según la siguiente fórmula:

$$\delta = \frac{R_{\text{muestra}} - R_{\text{estándar}}}{R_{\text{estándar}}}$$

donde R es la relación entre la abundancia del isótopo pesado y del ligero, tanto en la muestra problema como en una sustancia patrón (estándar). Los valores de  $\delta$  se expresan en partes por mil (‰).

Las composiciones isotópicas de los alimentos son incorporadas en los tejidos del consumidor en el momento de su formación. Según el tiempo de renovación de los tejidos, la información que se puede inferir de sus composiciones isotópicas puede ser de diferentes rangos temporales. Por ejemplo, la sangre integra un corto periodo de tiempo, mientras que los huesos integran un periodo de tiempo mucho más largo. Aquellos tejidos que son metabólicamente inertes después de su formación (como pelo, plumas, barbas de ballena o cuernos) preservan sus valores isotópicos indefinidamente (Bearhop et al. 2004).

El análisis de isótopos estables proporciona información cuantitativa de los recursos (dieta) y uso de hábitat de las especies, lo que también permite estudiar sus movimientos de manera complementaria (como por ejemplo el movimiento de migración). Los principales isótopos utilizados para el estudio de la dieta y del uso del hábitat se recogen en la Tabla 1.

##### 4.4.1. Uso del análisis de isótopos estables en el estudio de la dieta

Los dos elementos más usados en el estudio de las redes tróficas son el nitrógeno y el carbono, aunque el sulfuro, oxígeno y deuterio también son útiles en casos particulares (Layman et al. 2012).  $\delta^{15}\text{N}$  exhibe un enriquecimiento a medida que se aumenta en los niveles tróficos y, consecuentemente, los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  en el tejido de los consumidores tienen a ser entre 2.5‰ y 5‰ mayor que aquellos de sus presas (Bearhop et al. 2004). Por tanto, el  $\delta^{15}\text{N}$  es una herramienta eficaz para estimar la posición trófica de los organismos (Layman et al. 2012). Sin embargo el  $\delta^{13}\text{C}$  cambia poco con la transferencia trófica, con un incremento de 1‰ entre niveles tróficos (Bearhop et al. 2004). Las ratios de carbono y nitrógeno en la base de la cadena trófica pueden variar también espacialmente, y esto se refleja en la variabilidad espacial que presenta la composición isotópica de las redes tróficas (Bearhop et al. 2004).

**Tabla 1.** Resumen de los sistemas isótopos más comunes usados para el estudio de la dieta y del uso del hábitat y sus patrones esperados de  $\delta$ . Extraído de Newsome et al. (2007).

Gradiente	Sistema isotópico	Valores $\delta$ elevados	Valores $\delta$ bajos
Nivel trófico	$\delta^{15}\text{N} / \delta^{13}\text{C}$	Niveles altos	Niveles bajos
Vegetación C3-C4-CAM	$\delta^{13}\text{C}$	Plantas C4 y CAM	Plantas C3
Marino-Terrestre	$\delta^{15}\text{N} / \delta^{13}\text{C} / \delta^{34}\text{S}$	Marino	Terrestre
Latitud (Terrestre)	$\delta^2\text{H} / \delta^{18}\text{O}$	Latitudes bajas	Latitudes altas
Latitud (Marino)	$\delta^{15}\text{N} / \delta^{13}\text{C}$	Latitudes bajas	Latitudes altas
Altitud	$\delta^{13}\text{C}$	Altitudes altas	Altitudes bajas
Altitud	$\delta^2\text{H}$	Altitudes bajas	Altitudes altas
Costa-Alta mar	$\delta^{13}\text{C}$	Costa	Alta mar
Bentónico-Pelágico	$\delta^{13}\text{C} / \delta^{34}\text{S}$	Bentónico	Pelágico

Además, el  $\delta^{13}\text{C}$  varía sustancialmente entre productores primarios con diferentes vías fotosintéticas (p. ej. fotosíntesis C3, C4 o CAM). Por tanto, el carbono puede usarse para determinar las fuente de origen del carbono (Layman et al. 2012).

Una de las ventajas más importantes de los isótopos estables para el análisis de la dieta es que integra la dieta de los animales durante un largo periodo de tiempo, a diferencia del estudio de la dieta a partir de contenidos estomacales, que muestran exclusivamente el contenido de la última comida (Krebs 2014a). Sin embargo, y por este mismo motivo, los análisis isotópicos aportan información de la estructura de la cadena trófica mediante inferencia, pero no son una caracterización directa de la dieta como cuando se estudia el contenido estomacal o se analizan heces, por ejemplo.

Otra ventaja del estudio de la dieta mediante isótopos es que, su uso en gráficos multivariante, permiten comparar el nicho espacial isotópico entre grupos (especies, sexos, grupos de edad, estados reproductivos, etc.), permitiendo valorar si existen diferencias en sus nichos espaciales ecológicos, así como si existen cambios estacionales o espaciales en respuesta a fluctuaciones en la disponibilidad de recursos (Newsome et al. 2007, Karnovsky et al. 2012). Sin embargo, este método presenta la desventaja de que, cuando dos especies/grupos coinciden en su nicho espacial isotópico, no es del todo obvio que ocupen el mismo nicho ecológico, pues diferentes dietas (p. ej. diferente selección de presas) pueden coincidir isotópicamente (Newsome et al. 2007, Karnovsky et al. 2012).

#### 4.4.2. Uso del análisis de isótopos estables en el estudio de la migración

El empleo de isótopos para el estudio del uso del hábitat se basa en el hecho de que los isótopos estables muestran un gradiente geográfico en los niveles basales, denominados *isoscajes*, y este gradiente se reflejará en los consumidores. Estos *isoscajes* pueden usarse para estudiar los movimientos de la fauna ya que, por ejemplo, los individuos migradores que se alimenten en un rango geográfico amplio mostrarán más variación en las firmas isotópicas de sus tejidos que aquellos de poblaciones sedentarias (Bearhop et al. 2004). Estos *isoscajes* ya fueron

descritos para los continentes donde se ha confirmado su utilidad para el estudio de la migración (West et al. 2010, Ossa et al. 2012). Sin embargo, no se habían descrito en zonas oceánicas hasta hace unos años, probablemente debido a la extensión de los océanos y la complejidad de los procesos dinámicos que influyen los valores isotópicos de las bases de las cadenas tróficas (West et al. 2010, McMahon et al. 2013, Magozzi et al. 2017). Por este motivo, la idoneidad de la aplicación de los *isoscapes* en océanos para conocer los movimientos de la fauna marina ha sido poco estudiada.

## 5. Aves marinas

El grupo de estudio de esta tesis son las aves marinas, un conjunto de aves adaptadas a vivir en el medio marino y que se alimentan de él, ya sea en la zona costera o en alta mar (Schreiber & Burger 2002). De manera general es un grupo que presentan baja fecundidad, una edad de madurez sexual alta y una elevada esperanza de vida (Weimerskirch 2002). Sin embargo, es un grupo muy diverso en cuanto a comportamiento y fisiología.

Las aves marinas se encuentran generalmente en la cúspide de la cadena alimenticia. Esto hace que sean organismos ideales para monitorizar los cambios en el medio marino, tanto de origen antrópico como naturales, ya que integran información desde la base hasta la cúspide de la cadena trófica (Lescroël et al. 2016, Hazen et al. 2019).

Generalmente, durante la época de cría, los individuos vuelven a tierra para la reproducción, donde se congregan en colonias de hasta decenas de miles de ejemplares. Esto hace que un elevado número de individuos queden relativamente accesibles para realizar diferentes estudios biológicos. Además, su longevidad y su gran fidelidad al mismo lugar de cría (Coulson 2016), permite el seguimiento de las poblaciones a largo plazo (p.ej. estudios de marcaje-captura-recaptura durante decenas de años). Esta característica brinda la oportunidad de observar cambios en las poblaciones a lo largo del tiempo. Además, la mayoría de las aves marinas son suficientemente grandes para ser equipadas con aparatos de seguimiento remoto desde hace décadas (Lescroël et al. 2016), y la miniaturización de los aparatos ha abierto nuevas líneas de estudio en aves marinas de menor tamaño (Pollet et al. 2014, Dias et al. 2015).

Sin embargo, dependiendo de la edad y estado reproductivo de los individuos, estos pueden ser más o menos accesibles. Los individuos reproductores vuelven a la colonia tras cada viaje de alimentación (lo que se conoce en inglés como *central-place foragers*), facilitando su muestreo/monitoreo repetido durante la época reproductiva. Los inmaduros, individuos que no han alcanzado la madurez sexual, en muchos casos permanecen en el mar sin volver a la colonia donde nacieron hasta la primera reproducción (proceso conocido como reclutamiento). En algunas especies la edad de reclutamiento ocurre a partir de los 10 años (Brooke 2004). Por su parte, los individuos sabáticos, individuos adultos en edad reproductiva que deciden no reproducirse un año dado, pueden no tener un nido fijo o incluso juntarse con otros individuos sabáticos, haciendo más complicada su localización y captura. Los juveniles, inmaduros y reproductores llegan a formar un 47-81% de las poblaciones (Carneiro et al. 2020), por lo que resulta esencial incluir estos grupos en los estudios para evitar sesgos hacia los animales reproductores. Los

animales que fallan en la reproducción acostumbran a adelantar su migración con respecto a los reproductores, lo que les hace menos capturables a partir de la fecha de fracaso.

Por las ventajas comentadas anteriormente, los estudios realizados con aves marinas son muy numerosos, pues se trata de un buen modelo de estudio. Sin embargo, muchos estudios han estado centrados en especies de gran tamaño y principalmente distribuidas en zonas polares y subpolares (Quillfeldt et al. 2005, Sandvik et al. 2005, Barbraud et al. 2012). Por tanto, existe un vacío en el estudio de especies de pequeño tamaño y de distribuciones tropicales, incluso cuando hay proyecciones que muestran que en estas zonas se producirá el mayor declive en biomasa animal marina, y mayor cambio en la composición de especies, entre otros fenómenos (IPCC 2019).

## 6. Especie objeto de estudio

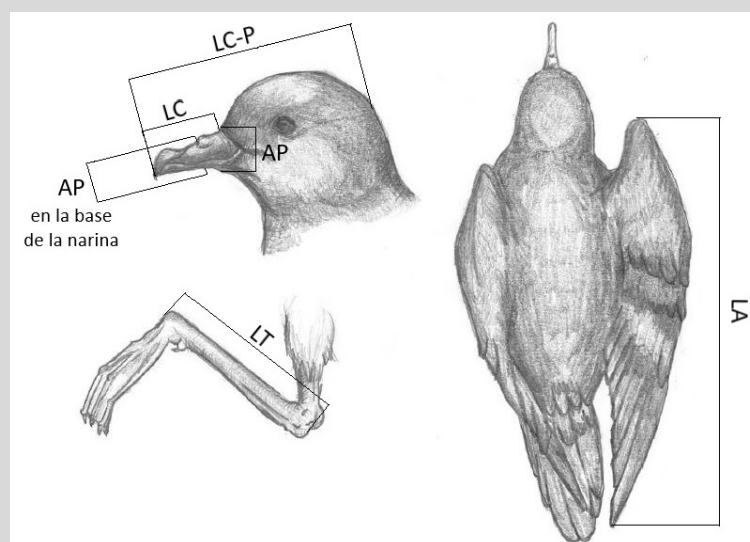
La especie objeto de estudio de esta tesis es el petrel de Bulwer (*Bulweria bulwerii*), una pequeña ave marina (rango de peso: 83-132 g) y oceánica de la familia de los Procellariiformes. La especie presenta una distribución pantropical, es decir, se distribuye por todas las zonas tropicales y subtropicales de los océanos Índico, Pacífico y Atlántico (Brooke 2004). En este último, cría en islas y pequeños islotes de la Macaronesia: Azores, Madeira, Desertas, Salvajes, Canarias y Cabo Verde, sumando un total de entre medio y un millón de individuos (Flood & Fisher 2011).

Los adultos de petrel de Bulwer vuelven a las colonias de cría cada año para la reproducción, utilizando para ello fisuras en grandes rocas o huecos entre bolos de piedras, generalmente cerca del borde de costa. Ponen un único huevo que será incubado conjuntamente por ambos progenitores. Presenta un ligero dimorfismo sexual y las mayores diferencias se dan a nivel del tamaño de la cabeza (Caja 1).

Aunque desde finales del siglo XX ya se conocían detalles básicos sobre la biología del petrel de Bulwer, como por ejemplo su dieta o fenología (van Oordt & Kruijt 1953, Zonfrillo 1986), no fue hasta hace poco más de una década cuando se empezó a conseguir información detallada de los movimientos de esta especie con tecnologías de seguimiento remoto. Comenzaron a marcarse entonces animales con geolocalizadores, lo que permitió conocer con detalles su fenología y migración que, en el caso del Océano Atlántico, resultó ser de tipo sobresaliente (Ramos et al. 2015). Hace aproximadamente cinco años empezó a ser posible marcar esta especie con receptores GPS permitiendo un mayor detalle en el estudio de sus movimientos de alimentación.

Profundizar en la estrategia de vida de esta especie permitirá valorar si puede utilizarse como centinela marina para conocer de forma indirecta los cambios que se produzcan en las zonas oceánicas, principalmente tropicales, del ecosistema marino.

**Caja 1.** En el islote de Montaña Clara (Lanzarote, Islas Canarias) se estudió el dimorfismo entre machos y hembras adultos de petrel de Bulwer. Tomamos diferentes medidas biométricas de los individuos: longitud del tarso, longitud del culmen, altura del pico en la base, altura del pico al pie de la narina, longitud de la cabeza, longitud del ala y peso (Figura 4). Se calcularon las medias y desviaciones estándar para cada medida por cada sexo (Tabla 2). Las medidas fueron tomadas por un único medidor. Los machos y hembras fueron sexados molecularmente, contando con un total de 27 machos y 11 hembras. Del conjunto de datos, se examinaron los posibles valores erróneos debidos a errores de medición, y no fueron incluidos en los análisis. Además, se realizó un análisis estadístico (t de Student) para comprobar si las diferencias entre machos y hembras eran estadísticamente significativas.



**Figura 4.** Medidas biométricas tomadas en los petreles: longitud del tarso (LT), longitud del culmen (LC), altura del pico en la base (AP), altura del pico en la base de la narina (AP en la base de la narina), longitud cráneo-pico (LC-P) y longitud del ala (LA). Dibujo cortesía de Marionna Sardà Serra.

Todas las medidas asociadas al tamaño de la cabeza difirieron de manera estadísticamente significativa entre sexos (Tabla 2). Entre todas ellas, es la altura del pico la que presenta diferencias más marcadas. El peso también es significativamente diferente entre machos y hembras, si bien es cierto que su valor es muy variable para un mismo individuo en función del momento en el que se tome la medida. Por ejemplo, durante la incubación del huevo, el petrel de Bulwer llega a pasar hasta 15 días en el nido sin alimentarse (Cruz-Flores et al. 2019), llegando a perder en torno a 2,5 g por día (Brooke 2004).

**Tabla 2.** Medias aritméticas y desviaciones estándar (DE) para diferentes medidas morfométricas tomadas en un total de 27 machos y 11 hembras (por un mismo observador), sexados molecularmente. Las medidas con una probabilidad inferior al 0,05 (en negrita) se consideran significativamente diferentes entre machos y hembras.

	Machos		Hembras		Test t de Student
	Media	DE	Media	DE	
Longitud Tarso (mm)	28,1	1,0	27,8	1,0	t=0,9; gl=35; P-valor=0,398
Longitud culmen (mm)	22,0	0,7	21,4	0,6	t=2.4; gl=36; <b>P-valor=0,024</b>
Altura pico (mm)	10,1	0,4	9,5	0,3	t=4.5; gl=36; <b>P-valor&lt;0,001</b>
Altura pico en la base de la narina (mm)	6,8	0,3	6,5	0,4	t=2.7; gl=36; <b>P-valor=0,011</b>
Longitud cráneo-pico (mm)	54,2	1,0	53,3	1,1	t=2.5; gl=35; <b>P-valor=0,019</b>
Longitud ala (mm)	203,2	4,0	200,5	3,1	t=2.0; gl=36; P-valor=0,058
Peso (g)	108,6	11,1	98,0	8,6	t=2.8; gl=36; <b>P-valor=0,008</b>









## OBJETIVOS





Los objetivos principales de esta tesis son profundizar en la estrategia de vida de una especie oceánica, longeva y migradora, el petrel de Bulwer, y valorar si puede ser utilizada como especie centinela del medio marino oceánico. Para ello, nos propusimos los siguientes objetivos específicos (OE):

- **OE 1. Profundizar en la estrategia de búsqueda de alimento del petrel de Bulwer.**

Para ello, en el Capítulo 1 se profundiza en la dieta del petrel de Bulwer a partir del análisis de regurgitados espontáneos de adultos reproductores, y se muestran sus principales zonas de alimentación. Como los efectos de las variables ambientales se transmiten en muchos casos a través de la cadena trófica desde las presas a los depredadores, en el Capítulo 3 se evalúan qué variables ambientales son las más influyentes en la supervivencia del petrel de Bulwer.

- **OE 2. Profundizar en la estrategia migratoria seguida por el petrel de Bulwer.**

Como paso previo, a partir del estudio de la migración del petrel de Bulwer, se evalúa el potencial del análisis de isótopos estables como marcador geográfico para el estudio del movimiento de otros migrantes oceánicos (Capítulo 2).

En el Capítulo 1 se detallan las principales áreas de invernada del petrel de Bulwer y la fenología de la migración. Además, se explora si existe consistencia a nivel individual en las rutas y zonas de invernada elegidas, y se detalla la migración a nivel metapoblacional. Como las estrategias migratorias parecen haber evolucionado por maximizar la supervivencia de los individuos, en el Capítulo 3 se evalúa si las características ambientales que el petrel de Bulwer soporta durante la época de cría, cuando se ven restringidos a las áreas donde se encuentran las colonias, afectan más a su supervivencia que las soportadas durante la época de invernada, en las zonas que los petreles eligen para invernar.

- **OE 3. Evaluar las implicaciones de la reproducción en la ecología trófica y supervivencia del petrel de Bulwer.**

Para ello, en el Capítulo 4, se evalúa si durante la época de cría existen diferencias en las zonas de alimentación, el tiempo de descanso o la dieta de los individuos, en función de su estado reproductivo. Es decir, se evalúa si la reproducción tiene implicaciones a nivel espacial, de actividad y a nivel trófico. En el Capítulo 5 se evalúa si la reproducción supone un coste para la supervivencia del petrel de Bulwer, y si este coste es igual para ambos sexos. Además, se estudia si ambos sexos toman años sabáticos en la misma proporción, como una estrategia para reducir el posible coste de reproducción en supervivencia.









---

## CAPÍTULO 1

---



# **MIGRACIÓN Y ECOLOGÍA ESPACIAL DE LA POBLACIÓN ESPAÑOLA DE PETREL DE BULWER**

## **Abstract**

This monograph describes the foraging ecology and the year-round behavior and movements of Bulwer's petrels. The work was developed in a Bulwer's petrel colony on Montaña Clara islet (Lanzarote, Canary Islands) from 2010 to 2018. Year-round movements and foraging movements of Bulwer's petrel were studied using light level geolocators (that also recorded activity) and GPS. Bulwer's petrel diet was also studied during the breeding season using spontaneous regurgitates from breeders. Bulwer's petrel foraging areas concentrated mainly around the Canary Islands. However, some individuals reached the Azores waters, at 1,800 km. Duration and distance, as well as location of the foraging trips, differed among incubation and chick rearing. After hatching, the distance travelled, and the maximum distance to the colony dropped by half in comparison with the incubation phase. Among years and sexes there were no significant differences in time and distances travelled. Furthermore, males and females showed similar distribution in their foraging areas throughout the breeding season. During the non-breeding season, two main migratory strategies emerged: birds who migrated to Central Atlantic, and those that migrated to South Atlantic, always restricted to oceanic waters. We found differences in the phenology and in the migratory strategy between both groups. Generally, Bulwer's petrel non-breeding distribution was consistent over the years and did not differ substantially between males and females. At individual level, Bulwer's petrels showed a high consistency in the migratory strategies and in the subarea used within each non-breeding area. At metapopulation level, Bulwer's petrels carry out a migratory pattern known as "leapfrog" migration. During the breeding season, the percentages of nocturnal and diurnal flight were similar, probably due to the need of displacement also during the day to reach more productive and remote areas. During the migratory displacement, the flight was more nocturnal than during the breeding season. However, once they reached the non-breeding areas, displacements took place mainly at night, probably due to minor energetic requirements during this season and to capture prey that carry out diel vertical migrations. However, the percentage of nocturnal flight was not influenced by the moon phase neither during the breeding, nor during the non-breeding season. The study of the diet during the breeding season, showed that parents feed their chicks with fish, cephalopods and crustaceans at an average percentage of 65.6%, 28.1% and 6.3%, respectively. This work constitutes the most comprehensive study to date on the movement ecology of the Bulwer's petrel.





## 02

## INTRODUCCIÓN

La salud de los océanos se está deteriorando rápidamente, en gran medida debido al uso que los humanos hacemos del planeta a través de la sobreexplotación pesquera, la destrucción de hábitats, la introducción de especies exóticas, el cambio climático o la contaminación (Halpern *et al.*, 2015). La elevada posición trófica y sus amplias distribuciones convierten a las aves marinas en idóneos bioindicadores de la estructura trófica y del estado de conservación del medio marino, permitiendo monitorizar los cambios pasados, presentes y futuros del mismo de forma sencilla y eficaz (Durant *et al.*, 2009). Por este motivo, resulta clave conocer la distribución de las aves marinas, su ecología, los factores que determinan su supervivencia, y su resiliencia a los cambios ambientales. Plantear estrategias de conservación basadas en sus requerimientos ecológicos puede suponer amplios beneficios al ecosistema marino (Lescroël *et al.*, 2016). Esto, sumado a que en muchos casos se trata de especies carismáticas, hace que las aves marinas actúen de especies “paraguas” de la biodiversidad marina.

Además, las aves marinas sobrepasan los límites ecológicos y políticos, se mueven entre zonas protegidas y sin proteger, y revelan puntos calientes de biodiversidad (o “hotspots”; Lescroël *et al.*, 2016). Por ello, resulta esencial conocer sus movimientos y distribución a lo largo del año, así como sus áreas de alimentación principales. Este conocimiento permitirá identificar los espacios que deben protegerse, buscar la cooperación entre las diferentes políticas de los países en cuyas aguas se distribuyen las especies, e incluso declarar espacios protegidos dinámicos según varíe la distribución de estas especies a lo largo del ciclo anual. Así mismo, determinar qué variables ambientales rigen su distribución y abundancia resulta fundamental para conocer los posibles impactos del cambio global sobre la distribución de las especies marinas (Halpern *et al.*, 2015).

Hace ya dos décadas que es posible estudiar la distribución de las aves marinas a lo largo de

todo su ciclo anual a través de diversas tecnologías de seguimiento remoto de los movimientos de los animales. Sin embargo, hasta hace unos años su uso estaba restringido a especies de gran porte y principalmente neríticas, es decir, las que ocupan aguas de las plataformas continentales. El rápido desarrollo de dichas tecnologías en los últimos años ha permitido que incluso especies de pequeño tamaño puedan ser equipadas con instrumentos de seguimiento remoto del movimiento (López-López, 2016). Lograr equipar especies pequeñas y oceánicas como el petrel de Bulwer (*Bulweria bulwerii*), brinda la oportunidad de conocer el estado de salud de los ecosistemas marinos en alta mar. Estas zonas oceánicas son aguas internacionales donde los gobiernos no tienen soberanía, lo que implica que el conocimiento sobre las mismas es escaso. Además, presentan amenazas distintas a las zonas costeras, que es donde se desarrolla la mayoría de las actividades humanas en el medio marino. La mayor parte de zonas marinas protegidas están basadas en las colonias de cría de aves marinas o incluyen aguas cercanas a ellas (BirdLife International, 2010), mientras que una gran proporción de aves marinas oceánicas se distribuyen en zonas que no presentan protección (Ramos *et al.*, 2017; Critchley *et al.*, 2018). Por eso, conocer la distribución de las aves marinas oceánicas puede ayudar a la identificación de puntos calientes de biodiversidad y aportar información para la delimitación de nuevas zonas protegidas de importancia biológica en alta mar.

Así pues, esta monografía compila y analiza toda la información disponible acerca de la distribución anual y la migración de la población española del petrel de Bulwer, así como su comportamiento en el mar y la composición de su dieta. La información ha sido obtenida principalmente a través del seguimiento remoto de los individuos de una colonia de cría en las islas Canarias, en colaboración con el programa Migra de SEO/BirdLife. Complementariamente, se ha recogido gran parte de la información existente en la bibliografía sobre la especie.

INTRODUCCIÓN

EL PETREL DE BULWER

El petrel de Bulwer es un ave marina de pequeño tamaño (75-130 g) perteneciente al orden de los Procelariformes y la familia de los Proceláridos, cuyo nombre está dedicado al naturalista inglés James Bulwer (1794-1879). El petrel de Bulwer presenta un plumaje negro prácticamente en su totalidad, ya que sólo las plumas cobertoras superiores muestran una coloración más pálida. Tiene un ligero dimorfismo sexual, siendo los machos algo mayores que las hembras (Brooke, 2004).

Presenta una distribución disyunta panoceánica en aguas tropicales y subtropicales de los océanos Pacífico, Índico y Atlántico (Brooke, 2004; Flood y Fisher, 2011). En concreto, en el océano Atlántico cría en islas e islotes de la Macaronesia, en los archipiélagos de Azores, Madeira, Salvajes, Canarias y Cabo Verde. En España tan solo cría en el archipiélago canario (figura 1).

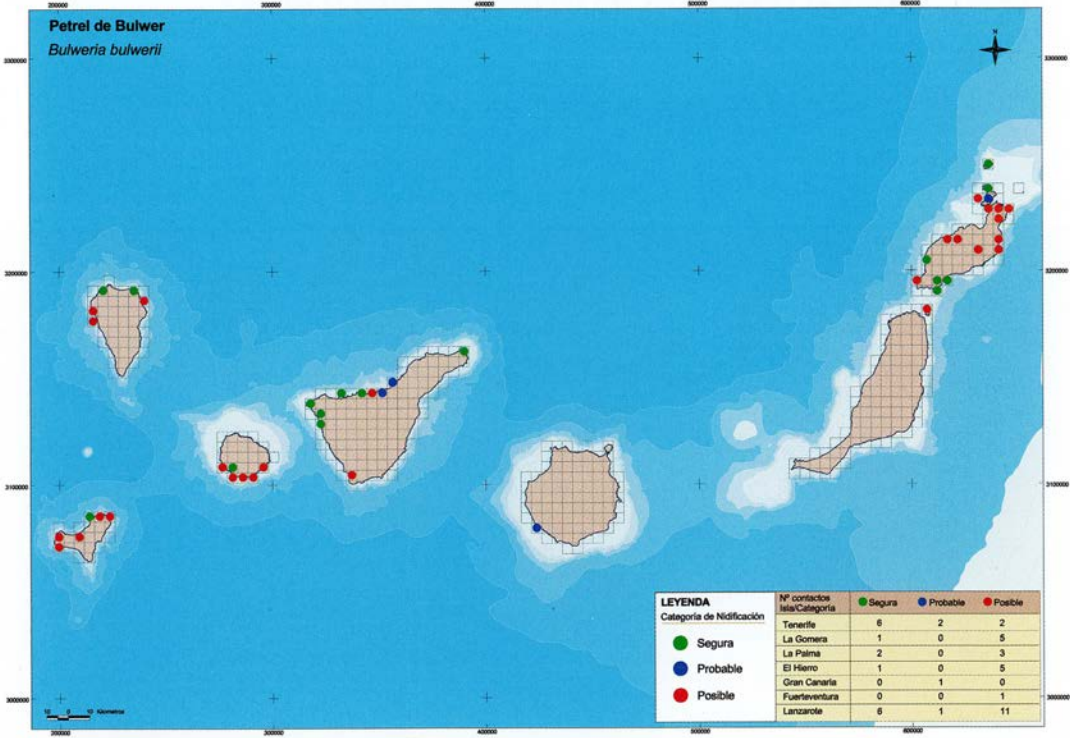
En las islas Canarias cría en Lanzarote, Gran Canaria, Tenerife, La Palma, La Gomera y El Hierro, y en pequeños islotes alejados de la costa (figura 1; Brooke, 2004; Rodríguez y Navarro, 2006; Barone y Trujillo, 2007). La población total

estimada para todas las islas Canarias en 1990 fue de 1.000 parejas (tabla 1; Hernández *et al.*, 1990), representando el 13% de la población total de los archipiélagos de la Macaronesia (Zino *et al.*, 1994; Rodríguez *et al.*, 2003). Los diferentes estudios poblacionales realizados sobre las poblaciones españolas del petrel de Bulwer se resumen en la tabla 1. Teniendo en cuenta las cifras más recientes para cada isla mostradas en dicha tabla, se podría estimar la población total de petrel de Bulwer en Canarias en unas 1.083-1.183 parejas reproductoras. Muchos de estos censos son muy antiguos y las poblaciones pueden haber sufrido tendencias negativas o positivas según las amenazas de cada isla. Así pues, son necesarios censos más detallados y actualizados para conocer la población española actual de petrel de Bulwer.

Numerosas colonias de cría de petrel de Bulwer en las islas Canarias están protegidas bajo la figura de Áreas Importantes para la Conservación de las Aves (IBA) en España: ES389 y ES387 en el Hierro; ES381 en La Palma; ES400 en La Gomera; ES364, ES361 y ES356 en Tenerife; ES395 en Gran Canaria; y ES327 en Lanzarote, donde se encuentra la colonia de cría objeto de estudio de esta monografía (Infante *et al.*, 2011). Desde

Figura 1  
Distribución del petrel de Bulwer en el archipiélago canario en 1997-2003 (extraído de Barone y Trujillo, 2007).

Figure 1  
Bulwer's petrel distribution in the Canary archipelago in 1997-2003 (from Barone & Trujillo, 2007).



Isla	Islote	1971 (Lovegrove)	1990 (Hernández <i>et al.</i> )	1992 (Concepción)	1993 (Martín y Nogales)	1996 (Trujillo y Ramos)	2001 (Martín y Lorenzo)	2003 (Rodríguez <i>et al.</i> )	2006 (Rodríguez y Navarro)	2018 (Gil-Velasco; datos propios)
Lanzarote	Aleganza	-	75-100	100-130	100	-	-	150-200	-	-
	Roque del Oeste	-	≤10	-	-	-	<10	≤10	-	-
	Montaña Clara	>60	>100	>100	-	-	-	100-130	-	<100
	La Graciosa	-	-	-	-	-	-	5?	-	13
	Isla de Lanzarote	-	<50	<50	-	-	-	-	-	-
Fuerteventura	Islote de Lobos	-	<10	-	-	-	-	-	-	-
	Isla de Fuerteventura	-	0	-	-	-	-	-	-	-
Gran Canaria		-	0	-	-	-	-	-	>100	-
Tenerife		-	400-430	-	-	-	>400	-	-	-
La Palma		-	<100	-	-	-	<100	-	-	-
La Gomera		-	50-100	-	-	-	-	-	-	-
El Hierro		-	50-100	-	-	50-120	≈100	-	-	-

2004, se extendieron estas zonas de cría al medio marino, gracias a la creación de las IBA marinas (Arcos *et al.*, 2009).

Durante la época reproductiva, los petreles de Bulwer se concentran principalmente en playas de bolos volcánicos, entre los cuales encuentran espacio para completar su reproducción. En algunos casos, utilizan grietas de grandes rocas en las playas o en acantilados y, a menudo, aprovechan los suelos cubiertos de algas marinas y pequeñas plantas para disponer de superficies menos duras y tortuosas (Zino *et al.*, 1994; datos propios).

Los adultos llegan a la colonia de cría entre abril y mayo, excepto en algunos islotes de Cabo Verde, donde algunos individuos llegan incluso en enero (Flood y Fisher, 2011; Ramos *et al.*, 2015). Depositán un único huevo, como la mayoría de los Procelarifórmes, que es incubado indistintamente por los dos progenitores (comenzando por el macho), y llegan a realizar turnos de incubación de hasta 15 días (datos propios), lo que les supone la pérdida de aproximadamente 2,5 g de peso por día (Brooke, 2004). Después de unos 45 días de incubación, se produce el nacimiento del pollo, que será acompañado durante los primeros días por alguno de los progenitores (comportamiento denominado de “empollamiento” o “*brood-guarding*”; Pinto *et al.*, 2016). Posteriormente, el pollo es visitado por ambos progenitores para su alimentación. Estas visitas se van espaciando en el tiempo, hasta que entre finales de septiembre y octubre empieza la migración de los progenitores (de agosto a principios de octubre en el caso de los islotes de Cabo Verde). Cuando el pollo tiene el plumaje formado en su totalidad, y tras varias noches saliendo del nido para ejercitar las alas, también se dispone a realizar la migración. Esto

ocurre aproximadamente cuando alcanzan los 60 días de vida (Brooke, 2004). Por su parte, los individuos inmaduros, los que han fallado durante la reproducción o aquellos en edad reproductora que se tomaron el año como “sabático”, realizan la migración antes que los exitosos, por lo que, en general, el petrel de Bulwer abandona la colonia entre agosto y octubre (Brooke, 2004; Ramos *et al.*, 2015).

El petrel de Bulwer presenta hábitos de alimentación nocturnos y aprovecha las migraciones diarias verticales que realizan sus presas durante la noche en busca de alimento, que al mantenerse a pocos metros de la superficie son capturadas más fácilmente. Se han documentado distintas metodologías de captura de presas del petrel de Bulwer, gracias a la utilización de cebo como señuelo durante el día (Flood y Fisher, 2011). Normalmente, cuando el viento es fuerte aprovechan para planear, alternando con aleteos rápidos. Para capturar el cebo, se acercan hasta la superficie, bajan las patas y realizan varios pasos en la superficie hasta llegar al objetivo, sumergiendo brevemente la cabeza en el agua para atraparlo (Flood y Fisher, 2011). En situaciones de viento leve, en cambio, prefieren descansar en el agua en lugar de planear. La captura a través del buceo también es importante, pudiendo llegar hasta profundidades de más de 2 m (Mougin y Mougin, 2000).

La dieta del petrel de Bulwer es hasta ahora poco conocida. Se ha estudiado principalmente a través del análisis convencional de la dieta y la identificación morfológica de presas regurgitadas, si bien es cierto que en estos análisis se pueden subestimar aquellas presas más pequeñas y las que son fáciles de digerir, impidiendo conocer la dieta en su totalidad (Barrett *et al.*, 2007). Más

**Tabla 1**

Estimas de la población de petrel de Bulwer (número de parejas reproductoras) en las principales islas y pequeños islotes del archipiélago canario según diferentes censos. El año corresponde a la publicación del censo o estima.

**Table 1**

Bulwer's petrel population estimates (number of breeding pairs) in the main islands and small islets of the Canary archipelago according to different census. The year corresponds to the publication of the census or estimate.

## INTRODUCCIÓN

Adulto de petrel de Bulwer  
en su nido entre rocas y  
sobre plantas.

Bulwer's petrel adult in  
its nest among rocks and  
on plants.

© Raúl Ramos



recientemente se ha estudiado la dieta mediante el análisis genético de las presas potenciales (utilizando los códigos o “barcodes” de ciertos genes), permitiendo determinar con más exactitud la base de su alimentación (Waap *et al.*, 2017).

Hasta el momento, se ha determinado que los peces y los cefalópodos son las presas que representan mejor la dieta del petrel de Bulwer (Waap *et al.*, 2017). En concreto, en las islas de la Macaronesia y durante la época de reproducción, se alimenta principalmente de cefalópodos y peces mesopelágicos de la familia de los Mictófidos, más conocidos como peces linterna (Zonfrillo, 1986; Neves *et al.*, 2011), aunque hay constancia de que también incluye pequeños crustáceos en su dieta (Furness *et al.*, 1999).

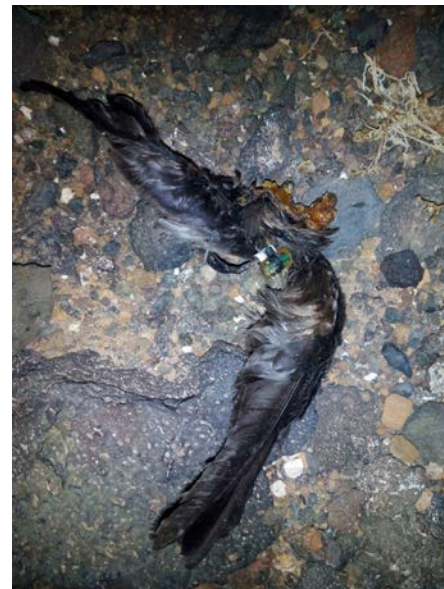
No obstante, la dieta y alimentación del petrel de Bulwer puede verse influida por varios factores, entre los cuales están las posibles diferentes necesidades nutricionales de los adultos en función de su estado reproductor y de las tareas reproductivas asociadas, como por ejemplo la necesidad de cebar a las crías. Por consiguiente, es posible que el tipo de presa que capturan pueda variar en función del valor nutricional que aporten, ofreciendo al pollo aquellas presas más nutritivas y de nivel trófico superior, como los cefalópodos y los peces (Navarro *et al.*, 2010; Bugge *et al.*, 2011; Dänhardt *et al.*, 2011; datos propios).

En cambio, los adultos durante este periodo se alimentan aparentemente de presas de captura fácil y de niveles tróficos más bajos, como crustáceos o pequeños peces herbívoros, posiblemente de menor calidad nutricional (Navarro *et al.*, 2010; datos propios). Sin embargo, el valor nutricional o las ventajas de ofrecer este tipo de dieta al pollo frente a otra basada en presas de menor nivel trófico están todavía por dilucidar.

El petrel de Bulwer está catalogado como En Peligro en España (Madroño *et al.*, 2004) y como Preocupación Menor a nivel mundial (BirdLife International, 2016). Sus principales factores de amenaza son la depredación por mamíferos introducidos, la pérdida de hábitat y la contaminación, tanto lumínica como marina (Ramos y Trujillo, 2004).

Los depredadores introducidos y los naturales contribuyen al descenso de las poblaciones de petrel de Bulwer. Gatos y ratas son depredadores introducidos que constituyen un importante problema para sus poblaciones, ya que depredan indistintamente sobre huevos, pollos o adultos, limitando la distribución de esta especie (Hernández *et al.*, 1990). Los depredadores naturales de las poblaciones españolas de petrel de Bulwer son principalmente aves de presa, como el busardo ratonero (*Buteo buteo*), el halcón de Eleonora (*Falco eleonora*), la lechuza común (*Tyto alba*) o el búho chico (*Asio otus*), que depredan sobre pollos o





#### Arriba

Restos de petreles de Bulwer tras ser depredados por aves. A la izquierda una egagrópila de un cuervo canario con restos (pico) de un petrel de Bulwer. A la derecha el cadáver de un petrel de Bulwer (en el que se observa un geolocalizador en la pata) tras ser depredado por un halcón de Eleonora.

Remains of Bulwer's petrels after being predated by birds. On the left, a pellet of a Canarian common raven with remains (bill) of a Bulwer's petrel. On the right, the carcass of a Bulwer's petrel (still with a geolocator in the leg) after being predated by an Eleonor's falcon.

© Carlos Soria (izquierda) y Marta Cruz (derecha)

#### Abajo

Pollo vivo de petrel de Bulwer siendo devorado por una musaraña canaria en el islote de Montaña Clara (Lanzarote, islas Canarias).

Alive Bulwer's petrel chick being devoured by a Canarian shrew (*Crocidura canariensis*) on Montaña Clara islet (Lanzarote, Canary Islands).

© Carlos Soria

adultos; o incluso aves omnívoras, como la gaviota patiamarilla de Canarias (*Larus michahellis atlantis*) o el cuervo canario (*Corvus corax canariensis*), que depredan sobre huevos e incluso se alimentan de carroña (Hernández *et al.*, 1990; Concepción, 1992; Ramos y Trujillo, 2004; Barone y Trujillo, 2007). Sorprendentemente, en las islas Canarias, también se ha reportado la depredación de pollos vivos de petrel de Bulwer por la endémica musaraña canaria (*Crocidura canariensis*; Cruz-Flores y Soria, 2017).

La pérdida de hábitat de cría es otra de las principales amenazas para la especie. El incremento de la construcción de complejos turísticos ha provocado la destrucción de muchas áreas de nidificación. A su vez, esta pérdida de hábitat favorece la proliferación de las especies introducidas.

En los últimos años se han constatado muchos casos de muerte de petrel de Bulwer por colisiones, principalmente contra aerogeneradores de parques eólicos y tendidos eléctricos (Lorenzo y

## INTRODUCCIÓN

Adulto de petrel de Bulwer en la colonia.

Bulwer's petrel adult in the colony.

© Raúl Ramos



Ginoves, 2007). Además, son muy frecuentes las colisiones con estructuras humanas o con el suelo, como consecuencia de la atracción que sufren principalmente los pollos por las luces de las ciudades durante la noche. Esta iluminación artificial puede causarles desorientación, forzándoles a aterrizar y provocando, en ocasiones, eventos de mortalidad masiva (Rodríguez *et al.*, 2017). Según un estudio realizado en la isla canaria de Tenerife durante el periodo de 1998 a 2006, cada año aterrizan de media 22 pollos de petrel de Bulwer en la isla a causa de la contaminación lumínica, lo que supone en torno al 7,5% de los pollos totales nacidos en cada época de cría (Rodríguez y Rodríguez, 2009).

Como medidas de conservación se han financiado estudios por parte del Gobierno de Canarias sobre el estatus de las poblaciones de petrel de Bulwer, así como de especies invasoras, con el fin de abordar medidas de actuación para su protección (Ramos, 1999; Gabinete de Estudios Ambientales, 2018). Sin embargo, serían necesarias nuevas medidas, como la elaboración de un Plan de Conservación para la especie, la protección efectiva de las colonias, la disminución de la contaminación lumínica cerca de las colonias, el control de depredadores introducidos, la creación de reservas marinas o la recuperación de áreas de cría, entre otras.

## REVISIÓN DE LOS CONOCIMIENTOS SOBRE LA DISTRIBUCIÓN DE LA POBLACIÓN ESPAÑOLA DE PETREL DE BULWER

La distribución del petrel de Bulwer en España ha sido poco estudiada hasta hoy en día. Hasta hace unos años la única manera de estudiar la distribución de especies de pequeño tamaño era mediante el anillamiento científico (Baillie *et al.*, 2007). Sin embargo, los lugares remotos donde cría el petrel de Bulwer, así como sus hábitos de vida nocturnos y completamente oceánicos durante la invernada, dificultan las recapturas de esta especie y hacen prácticamente imposible el estudio de su distribución anual mediante el anillamiento.

Gracias al desarrollo de la tecnología de seguimiento remoto se han producido grandes avances en el entendimiento de la ecología y el comportamiento animal (López-López, 2016), y en los últimos 10 años la miniaturización de estas tecnologías ha permitido el seguimiento de especies de menor tamaño.

En el año 2010, SEO/BirdLife marcó cinco adultos de petrel de Bulwer en el islote de Alegranza (al norte de Lanzarote) con emisores por satélite PTT (*Platform Terminal Transmitters*; Rodríguez *et al.*, 2013). Este estudio se realizó al final de la época de cría (finales de agosto) y dentro del proyecto LIFE+ Indemares. Se obtuvieron resultados de cuatro aparatos. Los viajes de alimentación fueron de 1.261 km de media ( $n = 3$ ) y la máxima distancia a la colonia de 359 km. Las zonas de alimentación se situaban sobre la plataforma continental y en las aguas pelágicas adyacentes, que alcanzan profundidades de 1.200-2.000 m de promedio. En el comienzo de la migración tras la cría, todos volaron dirección suroeste hasta aguas tropicales en el Atlántico Central, donde alternaban el desplazamiento con la actividad de alimentación.

Posteriormente, un trabajo de Ramos *et al.* (2015), describía la migración y las preferencias de hábitat del petrel de Bulwer en el océano Atlántico a nivel metapoblacional. El seguimiento con geolocalizadores de los petreles de las islas Canarias (islote de Montaña Clara) fue financiado por el programa Migra de SEO/BirdLife en 2011 y 2012. De las aves marcadas, el 50% de los individuos pasaban la invernada en aguas ecuatoriales del Atlántico Central, mientras que el otro 50% migraban al Atlántico Sur. A nivel metapoblacional, el petrel de Bulwer mostraba una conectividad migratoria relevante.

Con esta monografía, se pretende profundizar en el conocimiento de la distribución del petrel de Bulwer a lo largo del ciclo anual mediante el uso de diferentes metodologías de seguimiento, haciendo hincapié en las épocas de reproducción y de invernada.





Petrel de Bulwer con un geolocalizador dispuesto en una anilla en la pata.  
© Raúl Ramos





## 03

## METODOLOGÍA

## COLONIA Y AÑOS DE ESTUDIO

El trabajo de campo fue realizado en la colonia de cría de petrel de Bulwer localizada en Montaña Clara, un pequeño islote situado al norte de Lanzarote y que forma parte del archipiélago Chinijo de las islas Canarias, declarado Reserva Natural (figura 2). Está englobada en la IBA marina ES327 y en la ZEPA ES0000532 “Espacio Marino de los Islotes de Lanzarote”, junto con los islotes de La Graciosa, Roque del Este y Roque del Oeste.

Su origen volcánico ha favorecido que el petrel de Bulwer encuentre diferentes nichos donde nidificar: entre bolos volcánicos, grietas entre las rocas o huras en las paredes, generalmente próximas a la línea de costa y fácilmente accesibles desde el mar. El último censo realizado en la isla en el año 2018 cuantifica la población reproductora en torno a 100 parejas (tabla 1; Gil-Velasco, 2018; datos propios).

El trabajo de campo en Montaña Clara se lleva realizando desde el año 2007, incluyendo siempre la captura y marcaje de animales. Sin embargo, debido a la evolución posterior de la tecnología de seguimiento del movimiento, se han empleado diferentes dispositivos: geolocalizadores por niveles de luz y registradores GPS.



Figura 2

Localización del islote de Montaña Clara con respecto a las islas Canarias.

Figure 2

Location of the Montaña Clara islet within the Canary Islands.

© Google, Data SIO, NOAA, U.S. Navy, NGA, GEBCO; Image Landsat/Copernicus (izquierda) y Jacob González-Solís (derecha)

## MÉTODOS DE CAPTURA Y MARCAJE

Las aves estudiadas fueron capturadas con la mano (tanto en los nidos como cuando eran encontradas merodeando por la isla), y mediante el empleo de red de niebla. Los nidos se localizaron con la ayuda de la respuesta de los petreles al reclamo por voz (sin necesidad de usar una grabación o altavoz), o a simple vista (al ser los animales más oscuros que las rocas del entorno). La red de niebla fue colocada en playas de bolos volcánicos, paralela a la línea de costa, en una zona considerada de paso obligatorio para determinados individuos en su regreso al nido desde el mar.



**Animación 1**  
Islote de Montaña Clara.

**Animation 1**  
Montaña Clara islet.



## METODOLOGÍA



### Arriba/Top

Trabajo de campo en la isla de Montaña Clara.

Fieldwork on Montaña Clara islet.

© Carlos Soria

### Centro/Centre

Colocación de una red de niebla en una playa durante el trabajo de campo en la isla de Montaña Clara.

Mist net being set in a beach during fieldwork on Montaña Clara islet.

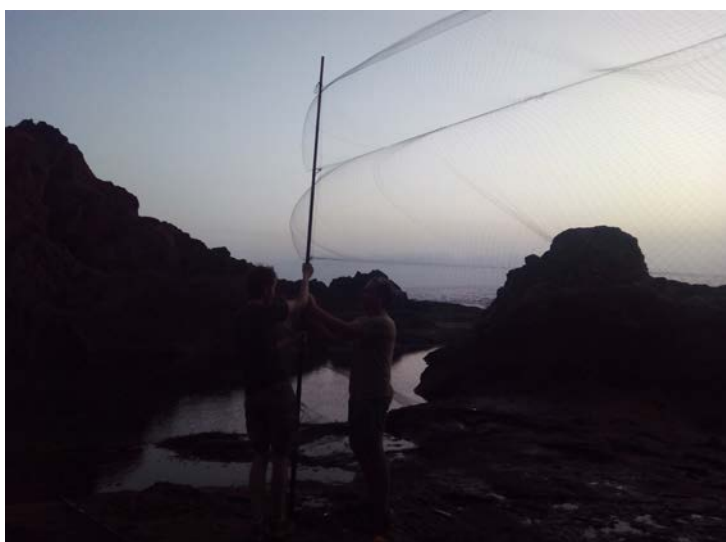
© Marta Cruz

### Abajo/Bottom

Dispositivos de seguimiento remoto. De izquierda a derecha: geolocalizador Intigeo-C65, geolocalizador Mk4083 y GPS NanoFix.

Remote tracking devices. From left to right: Intigeo-C65 geolocator, Mk4083 geolocator and NanoFix GPS.

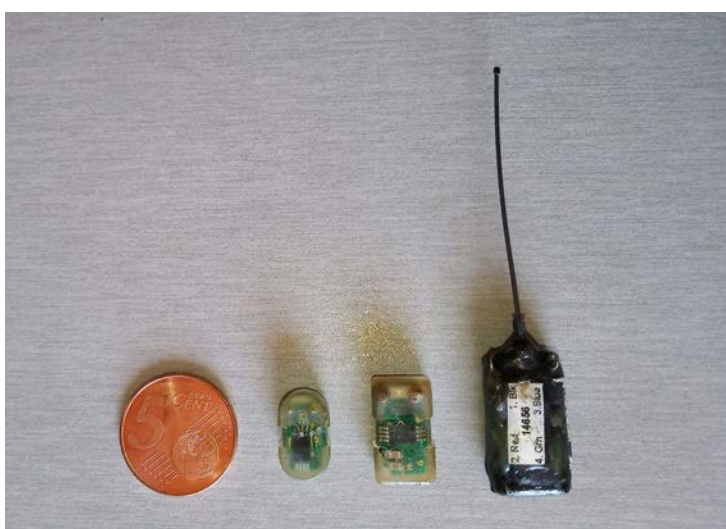
© Mariona Sardà



Cuando un ave era capturada por primera vez se le tomaban diferentes medidas biométricas por un único medidor, se les marcaba con una anilla metálica y a algunas se les colocaba un dispositivo de seguimiento remoto: geolocalizador o registrador GPS. El sexo de las aves marcadas se determinó molecularmente empleando técnicas genéticas.

## Geolocalizadores por niveles de luz

Desde 2008 a 2017 se colocaron geolocalizadores por niveles de luz (geolocalizadores en adelante) en adultos reproductores de Montaña Clara, evitando siempre poner un dispositivo a los dos miembros de una misma pareja. Los geolocalizadores se colocaron montados en una anilla de PVC en el tarso. Los modelos utilizados fueron Mk13, Mk14, Mk18 y Mk4083 del British Antarctic Survey (Cambridge, Reino Unido) y Biotrack (Wareham, Reino Unido), e Intigeo-C65 de Migrate Technology (Cambridge, Reino Unido). Dichos modelos pesaban entre 1,0 y 2,0 g, lo que representa entre el 0,8% y el 2,4% del peso de un petrel de Bulwer (calculado para un rango de 83 y 132 g de peso, obtenidos a partir de datos propios).



Los geolocalizadores ofrecen dos posiciones por día (al mediodía y a medianoche) basados en los niveles de luz, con una precisión de  $186 \pm 114$  km, equivalente a unos  $2^\circ$  de latitud y longitud (Phillips *et al.*, 2004). Además, con estos dispositivos se puede estudiar la actividad de los animales, ya que el aparato graba si está sumergido en agua salada o está en seco. Todos los detalles de su funcionamiento se detallan en la monografía del programa Migra de la pardela cenicienta (Reyes-González *et al.*, 2017).

## Registadores GPS

Los registradores GPS (GPS en adelante) utilizados para el seguimiento del petrel de Bulwer durante las épocas de cría de 2017 y 2018, fueron del modelo NanoFix de PathTrack (Otley, Reino Unido), con una antena exterior y un peso de entre 3,0 y 3,5 g, lo que representa entre el 2,65% y el 3,61% del peso de un petrel de Bulwer (calculado para un rango de 83 y 132 g de peso, obtenidos a partir de datos propios).

Los GPS buscan los satélites disponibles para poder triangular su posición, la cual es guardada a intervalos regulares en la memoria interna junto con los datos de fecha y hora. A diferencia de los geolocalizadores, los GPS proporcionan una posición muy precisa, de unos pocos metros de error. La frecuencia del posicionamiento puede programarse para cualquier intervalo de tiempo, pero una frecuencia alta (posicionamiento a intervalos cortos de tiempo) también significa una menor duración de la batería. Dichos GPS fueron programados para tomar una posición cada 15 minutos, estimando que bajo esta frecuencia la batería puede durar unos 20 días como máximo.

Debido a la necesidad de recuperar los GPS para poder descargar la información, los dispositivos fueron colocados durante la época de cría en animales reproductores. De este modo fueron recuperados cuando el ave volvía a la hura después de uno o varios viajes de alimentación para empezar un turno de incubación o para poder cebar al pollo. Por tanto, los GPS fueron colocados durante el periodo de incubación del huevo y durante la cría del pollo, con el fin de estudiar las posibles diferencias en los viajes entre estas dos fases reproductivas. Los GPS fueron colocados en la cola adheridos con cinta Tesa® a las cuatro plumas rectrices centrales, con la antena hacia el lado opuesto al cuerpo para evitar producir molestias al ave y facilitar la recepción de señal.

## SEGUIMIENTO DE LA REPRODUCCIÓN Y ESTUDIO DE LA DIETA

Durante las épocas de cría del año 2017 y 2018 se llevó a cabo un exhaustivo seguimiento de la reproducción de los nidos, principalmente de aquellos pertenecientes a individuos seguidos con GPS. Se anotó la fecha de eclosión del huevo o si éste fue abandonado o depredado, así como si el pollo falleció (por abandono, inanición, etc.),



o si sobrevivió hasta el momento de finalizar las campañas de campo (finales de septiembre en 2017 y finales de agosto en 2018).

Además, se estudió la alimentación de los petreles durante la época reproductiva, con el fin de conocer la dieta de la población española, de la cual no hay ningún estudio realizado. El conocimiento de su dieta puede ser un factor clave para interpretar su comportamiento de búsqueda de alimento en el mar. Para ello, se recogieron regurgitados espontáneos de adultos reproductores durante el periodo de cría del pollo, durante los años 2015, 2016 y 2017, que fueron conservados en etanol absoluto para su posterior identificación morfológica en el laboratorio. Las presas obtenidas se sometieron a un proceso previo de medida y limpieza. Además, se seleccionaron elementos de interés (como otolitos, escamas, piel o picos de cefalópodo) que pudieran facilitar

Adulto de petrel de Bulwer equipado con un registrador GPS adherido con cinta Tesa® en las cuatro rectrices centrales. Bulwer's petrel adult instrumented with a GPS logger attached to the four central rectrices using Tesa® tape.

© Marta Cruz



## METODOLOGÍA

la identificación y su clasificación en el grupo correspondiente: peces, cefalópodos o crustáceos. Se emplearon libros sobre datos de abundancias de peces en Canarias, además de guías para la identificación de los elementos de interés (Wienerroither, 2003; Jereb y Roper, 2005; Xavier *et al.*, 2007). Con estos datos, se realizaron búsquedas de especies semejantes, a través de la base de datos de FishBase (Froese y Pauly, 2018), intentando identificar cada presa hasta el nivel de especie siempre que fuera posible. Se calculó el porcentaje de presas recogidas clasificándolas en los diferentes grupos de presas potenciales (peces, cefalópodos y crustáceos) para cada uno de los años, y se representó mediante un gráfico circular el porcentaje total de presas obtenidas en los regurgitados recolectados para el conjunto de los tres años.

## ANÁLISIS DE DATOS

### Distribución anual

El estudio de la distribución anual del petrel de Bulwer se realizó gracias a las posiciones obtenidas de los datos de geolocalización. Las posiciones fueron calculadas usando el software de BAS-Trak© e IntiProc©. Se fijó el umbral entre el día y la noche en 20 para BAS-Trak y en 2 para IntiProc, para evitar las interferencias lumínicas durante la noche y las interferencias de sombra durante el día. Posteriormente, se inspeccionó la integridad de la curva de luz cada día para corregir, cuando fuese necesario, las horas del amanecer y anochecer. Fueron excluidas: 1) las transiciones donde el periodo de oscuridad mínimo fue menos de cuatro horas; 2) los periodos de incubación, cuando pasaron varios días sin datos de luz grabados por el geolocalizador; y 3) las transiciones de los 20 días más cercanos a los equinoccios, cuando la estimación de la latitud presenta un mayor error (la excepción de los viajes de geolocalización cuyas trayectorias fueron corregidas, como se explica más adelante). Se aplicó un filtro de velocidad iterativo para eliminar las posiciones no creíbles (McConnell *et al.*, 1992), siendo eliminadas aquellas con una velocidad máxima por encima del percentil 95 de todas las aves seguidas con geolocalizador (Austin *et al.*, 2003).

Posteriormente, se definieron diferentes fechas de manera visual usando el software de BAS-Trak©. Se determinó el inicio de la migración postnupcial, o salida de la zona de cría, como el

primer día en que las posiciones del individuo estaban fuera del conjunto de posiciones frecuentadas durante la época de cría, seguido por un movimiento directo hacia fuera de este área; el inicio de la migración prenupcial o salida de la zona de invernada, como el primer día en que las posiciones del individuo estaban fuera del conjunto de posiciones frecuentadas durante la invernada, seguido de un movimiento directo hacia fuera de este área; y la fecha de llegada a la zona de cría como el primer día que el ave entraba dentro del conjunto de posiciones de la cría, precedida por un movimiento directo hacia este área. Considerando estas fechas se definió la época de cría como el intervalo entre la llegada a la zona de cría y el inicio de la migración postnupcial, y la época de invernada, de manera general, como el intervalo entre el inicio de la migración postnupcial y la fecha de llegada a la zona de cría.

Para la representación de la distribución de los individuos durante las épocas de cría e invernada, se realizaron contornos de densidad Kernel estimada del 50%, 75% y 95%, usando el paquete *adehabitatHR* (Calenge, 2011) del software *R* (R Development Core Team, 2018). Se realizaron dichos contornos, con el total de los individuos y años disponibles, para las épocas de cría (según las fechas definidas en el párrafo anterior) e invernada (desde el inicio de la primera parada migratoria hasta el inicio de la migración prenupcial), y se exploró el solapamiento existente entre la distribución invernal de machos y hembras. Además, se realizaron dichos contornos de manera independiente para cada año (tanto para la época de cría como para la de invernada, si bien la invernada engloba el fin de un año calendario y el comienzo del siguiente), y mensualmente para el conjunto de los años (la excepción de marzo y septiembre, debido a la interferencia de los equinoccios). Finalmente, se realizaron los contornos para una selección de individuos que pasaban la época de invernada en diferentes zonas del Atlántico, con el fin de representar las diferentes estrategias que siguen durante el periodo no reproductor. Debido al error de precisión de los geolocalizadores, en el caso de que los contornos ocupasen parte de los continentes, se eliminó la intersección de ambos usando el paquete *rgeos* del software *R*, ya que el petrel de Bulwer es una especie marina.

Además, se implementaron algoritmos para mejorar el posicionamiento obtenido por el software de los propios geolocalizadores. Gracias a



Adulto de petrel de Bulwer equipado con un geolocalizador colocado en la pata en una anilla de PVC.

Bulwer's petrel adult with a geolocator attached to its legs with a PVC ring.

© Raül Ramos

ello, se comparó la distribución anual y rutas migratorias utilizadas por tres individuos seguidos en los tres mismos años consecutivos, adaptando el modelo probabilístico del paquete *probGLS* (Merkel *et al.*, 2016). Este modelo probabilístico permitió mejorar el posicionamiento del ave incluso durante los periodos de equinoccio. Para ello, se utilizaron los datos de luz y de actividad obtenidos por los geolocalizadores. Los datos de actividad permitieron definir velocidades distintas dependiendo de si el ave estaba en el agua o volando. Como velocidad de vuelo se utilizaron 25 m/s, 45 m/s y 80 m/s de promedio, desviación estándar y velocidad máxima, respectivamente. En cuanto a la velocidad mientras el ave estaba en el agua, fue definida como 0,5 m/s, 0,25 m/s y 1,7 m/s de promedio, desviación estándar y velocidad máxima, respectivamente. Se limitó la distancia entre dos posiciones seguidas a un máximo de 1.000 km.

## Fenología

Además de las variables señaladas anteriormente, se definieron visualmente: la última noche en la colonia como la última noche de la época reproductiva que el animal pasa en la colonia antes de empezar la migración postnupcial (toda la noche en seco en los datos de actividad); la primera noche en la colonia como primera noche

que el individuo pasó en la colonia después de la migración prenupcial (toda la noche en seco en los datos de actividad); y el primer día en la hura como primer día en el cual no hay datos de luz grabados tras la migración prenupcial. Además, durante la época de invernada, se definieron siempre que fue posible las paradas migratorias que realizaban los individuos, y las fechas en las que retomaban la migración y, por tanto, se encontraban en desplazamiento migratorio.

Se realizó un gráfico de barras representando las fechas anteriormente indicadas para un total de 80 viajes anuales, diferenciando entre aquellos que pasaban la invernada en el Atlántico Central o Sur, y se calculó la media y desviación típica de las mismas.

## Ecología espacial durante el periodo reproductivo

La distribución de los petreles durante la época de cría se estudió, de forma general, a partir de los datos de geolocalización. Posteriormente, la ecología espacial durante el periodo reproductivo se analizó en profundidad a partir de los GPS que fueron colocados y recogidos en los años 2017 y 2018. Se descargaron y se depuraron los datos de los GPS con el fin de separar los distintos viajes de alimentación realizados por las

## METODOLOGÍA

Adulto de petrel de  
Bulwer.  
Bulwer's petrel adult  
© Nicole Azagury



aves. Se entiende como un viaje desde que el individuo sale de la colonia de cría hasta que vuelve a ella. Para ello, se empleó como punto de corte de los viajes las posiciones localizadas dentro de un perímetro de 1,2 km alrededor de la colonia, cifra definida mediante la visualización de los viajes.

Con cada viaje individualizado, se estimó la fecha de salida de la colonia para cada uno de ellos. Los viajes se clasificaron en función de la fase reproductiva: incubación y cría del pollo (en función de la fecha de eclosión del huevo  $\pm$  3 días). Cada posición se clasificó en dos periodos, según si se tomó durante el día o la noche, teniendo en cuenta la hora de amanecer y anochecer para cada día.

Para la visualización de la distribución durante cada una de las fases reproductivas, se realizaron contornos de densidad Kernel estimada (KDE) del 50%, 75% y 95%, usando el paquete *adehabitatHR* (Calenge, 2011) del software *R* (R Development Core Team, 2018), para cada año y fase reproductiva. Además, se representaron los viajes GPS diferenciando las posiciones tomadas durante el día y durante la noche, para comprobar de forma visual si se desplazaban en ambos periodos del día.

Con el fin de comprobar si existían diferencias en los viajes entre los distintos sexos, fases de la reproducción (incubación y cría del pollo), y años, se realizaron modelos estadísticos tomando como variable respuesta el tiempo total del viaje, la distancia total recorrida y la distancia máxima a la colonia para cada uno de los viajes completos. Para ello, se transformaron las variables en busca de la normalidad mediante transformación BoxCox, cuyo coeficiente *lambda* fue estimado de forma automática gracias a la función *BoxCox.lambda* del paquete *Forecast* presente en *R* (Hyndman *et al.*, 2019). Posteriormente, se realizaron modelos mixtos lineales generales con la función *lmer* del paquete *lme4* (Bates *et al.*, 2014). Se introdujeron como factores fijos el sexo, la fase y el año (y las posibles interacciones dobles entre ellos, excluyendo las triples), y como factor aleatorio el individuo. Finalmente, se realizaron análisis de la varianza (ANOVA) para cada una de las variables respuesta y por cada uno de los factores fijos e interacciones dobles, con el fin de obtener un p-valor que nos permitiese valorar la significancia de los factores, gracias al paquete *lmerTest* (Kuznetsova *et al.*, 2017).

Por último, se estudió el solapamiento de los viajes de alimentación entre sexos, mediante contornos de densidad Kernel estimada (KDE) durante

la incubación y la cría del pollo, diferenciando esta última en viajes realizados cuando los pollos eran menores y mayores de 10 días de vida.

### Estrategias de migración a nivel metapoblacional

Con el fin de ilustrar la migración del petrel de Bulwer y su distribución durante la época de cría e invernada en el océano Atlántico a nivel metapoblacional, se utilizaron datos de geolocalización de individuos del islote de Vila (en Azores), de Montaña Clara (islas Canarias) y de los islotes de Raso y Cima (Cabo Verde), recogidos por el grupo de investigación de la Universidad de Barcelona durante varios años gracias al desarrollo de diferentes proyectos. Posteriormente, se realizaron contornos de densidad Kernel estimada del 50%, 75% y 95% para cada islote usando el paquete *adehabitatHR* (Calenge, 2011) del software *R* (R Development Core Team, 2018).

### Análisis del comportamiento de actividad en el mar

Para estudiar el comportamiento del petrel de Bulwer en el mar se utilizaron los datos de actividad de 86 viajes anuales obtenidos a partir de geolocalizadores de Biotrack. Estos registran la inmersión en agua salada cada 3 segundos y guardan la información como número de inmersiones en periodos de 10 minutos con valores desde 0 (continuamente en seco) a 200 (continuamente sumergido en agua salada).

Con el fin de estudiar la actividad a lo largo del año, se calculó el porcentaje de tiempo que pasaban en agua para cada día del año y geolocalizador (de forma independiente para cada viaje en caso de ser geolocalizadores colocados durante varios años). Se eliminaron aquellos días en los cuales el porcentaje de tiempo pasado en agua había sido de 0, entendiendo que esto sólo podía ocurrir cuando el ave estaba incubando o durante el empollamiento. Con el resto de los días, se realizó un modelo mixto aditivo generalizado con el paquete *gamm4* (Wood y Scheipl, 2017) del software *R* (R Development Core Team, 2018), desglosando los animales en dos grupos, según si pasaban la invernada en el Atlántico Central o en el Sur, con el fin de observar las diferencias intraindividuales a lo largo del año. Para comparar la actividad a lo largo del año (tiempo en agua) con la fenología de las aves, se acompañaron estos modelos con diagramas de cajas representando la época de cría y

la época de invernada, y de manera diferenciada para los que pasaban la época de invernada en el Atlántico Central o Sur.

El estudio de la actividad a lo largo de las 24 horas del día fue abordado mediante el cálculo del tiempo total que cada ave pasaba en el agua en cada hora diaria. Posteriormente, se calculó la media del tiempo en agua por cada viaje de geolocalizador, hora y periodo, diferenciando cuándo las aves estaban en la época de cría, en desplazamiento migratorio y en parada migratoria. Con estas medias se realizó un modelo mixto aditivo generalizado con el paquete *gamm4* (Wood y Scheipl, 2017) del software *R* (R Development Core Team, 2018), para cada uno de los grupos de invernada (Atlántico Central y Sur) y periodo, con el fin de observar las diferencias intraindividuales a lo largo del día. Además, se realizaron diagramas de cajas con el porcentaje de tiempo pasado en agua por día, para cada uno de los grupos de invernada y periodos. Complementariamente, se relacionó el porcentaje de tiempo nocturno pasado en agua con las fases de la luna, con el fin de comprobar si la luna afectaba la actividad del petrel de Bulwer.

Para representar las diferencias de comportamiento de vuelo según la localización geográfica de los individuos a lo largo del año, conocidos como “paisajes comportamentales”, se utilizaron los registros de actividad para cada una de las localizaciones de los geolocalizadores. Se calculó el índice de vuelo nocturno (NFI) como la diferencia entre las proporciones de tiempo diario que cada individuo pasa volando durante la noche y durante el día, dividido por el mayor de estos dos valores, siendo el valor resultante cercano a 1 cuando el vuelo es completamente nocturno, y cercano a -1 cuando el vuelo es completamente diurno (Dias *et al.*, 2012a). Además, se calculó una posición media diaria para cada individuo. Posteriormente, se dividió la superficie en celdas de un grado de lado, y se hizo la media de los valores de índice de vuelo nocturno de las posiciones que se encontraban dentro de cada celda. Finalmente, se representaron estas medias de índice de vuelo nocturno en diferentes mapas: para la zona de cría de todos los animales; para la zona de invernada diferenciando entre el Atlántico Central y Sur; y para la migración de las aves que invernaban en el Atlántico Sur (no se incluyeron las del Atlántico Central debido a su corta duración).





Petrel de Bulwer  
en su hura.  
© Juan Bécares





## 04

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Entre 2010 y 2018 se colocaron en el islote de Montaña Clara 169 geolocalizadores en 76 adultos de petrel de Bulwer; algunos individuos fueron equipados durante varios años con distintos geolocalizadores. En años posteriores a las colocaciones se recuperaron 117 geolocalizadores en 53 individuos diferentes. De este total, se obtuvieron datos de 94 geolocalizadores de 52 individuos, que aportaron 105 viajes anuales (época de reproducción-época de invernada-época de reproducción) y 48.597 posiciones geográficas.

Además, durante los años 2017 y 2018 se colocaron 52 aparatos GPS en 34 individuos reproductores de petrel de Bulwer, de los cuales se recuperaron 42 aparatos de 29 individuos diferentes. De estos, se obtuvieron datos de 27 GPS de un total de 25 individuos, que proporcionaron 74 viajes de alimentación, que suponen 20.895 posiciones geográficas diferentes con precisión GPS. Todos estos datos de posicionamiento se analizan en la presente publicación.

## DISTRIBUCIÓN ANUAL

Si se observa la distribución anual de los petreles de Bulwer dividida por meses, se aprecia que de mayo a julio los petreles se distribuyen por las aguas cercanas a la colonia de cría, en las islas Canarias, mientras que en agosto algunos comienzan la migración postnupcial hacia los cuarteles de invernada (figura 3).

Sin embargo, algunos individuos antes de partir hacia los cuarteles de invernada realizan un viaje de alimentación hacia aguas cercanas a las Azores, un área repetidamente utilizada por los petreles durante la época de cría. En octubre ya no hay presencia de petreles en la zona de cría en las islas Canarias pero sí en las Azores (figura 3). Desde noviembre hasta febrero los individuos se encuentran exclusivamente en las zonas de invernada, repartidos entre el Atlántico Central y Sur. Entre finales del mes de marzo y a lo largo del mes de abril, los petreles empiezan su migración hacia los

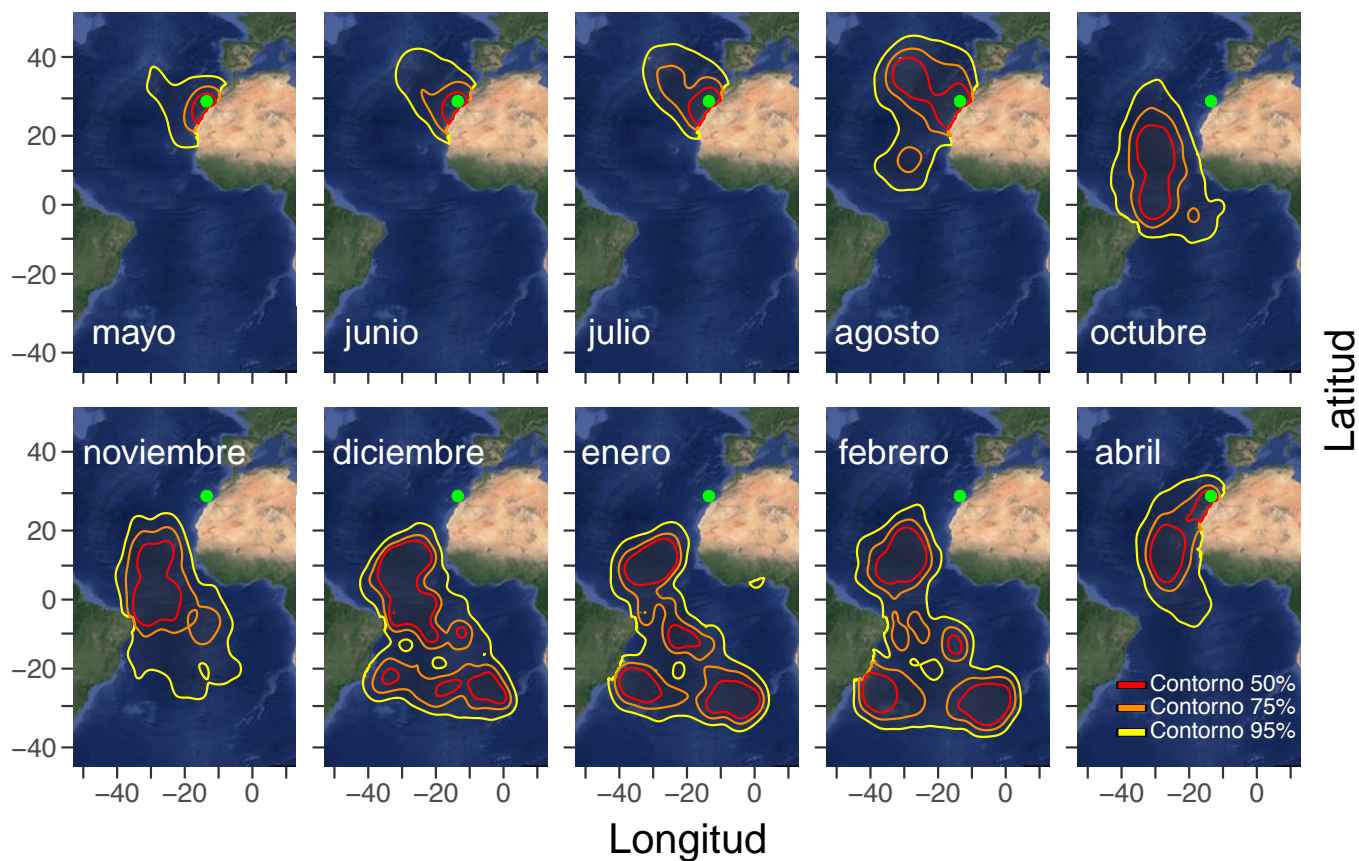


Adulto de petrel de Bulwer en Montaña Clara.

Bulwer's petrel adult on Montaña Clara.

© Nicole Azagury

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN



**Figura 3**  
Distribución del petrel de Bulwer por meses, de mayo a abril, a partir de los datos de 105 viajes registrados con geolocalizadores. Septiembre y marzo no se representan por el aumento de la incertidumbre en las localizaciones próximas al equinoccio. Se representan los contornos de densidad Kernel estimada. La localización de la colonia de cría en Montaña Clara se representa con un punto verde.

**Figure 3**  
Distribution of Bulwer's petrels by month, from May to April, based on data of 105 trips registered by geolocator loggers. September and March are not depicted due to the increase in uncertainty of the location associated to the proximity of the equinoxes. Contours from Kernel density estimation are shown. The green dot indicates the location of the study colony on Montaña Clara.

cuarteles de cría. Por tanto, en abril la distribución extendida por el Atlántico se reduce y desaparece del Atlántico Sur, quedando aún algunos individuos a medio camino entre el Atlántico Central y Sur, y distribuyéndose la gran mayoría por la zona del Atlántico Central (figura 3). Además, es en este mes cuando vuelven a ocupar de nuevo la zona de cría de las islas Canarias (figura 4).

enero	febrero	marzo	abril	mayo	junio	julio	agosto	septiembre	octubre	noviembre	diciembre
Invernada			Migración prenupcial	Reproducción				Migración postnupcial	Invernada		

**Figura 4**  
Representación esquemática del ciclo anual del petrel de Bulwer.

**Figure 4**  
Schematic representation of the Bulwer's petrel annual cycle.

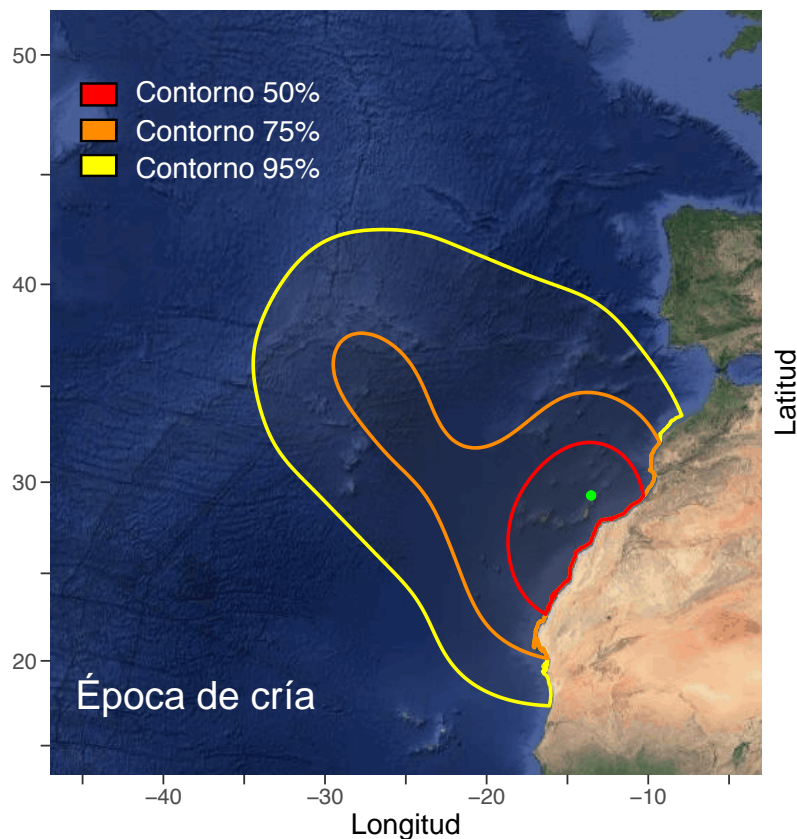
## ECOLOGÍA ESPACIAL DURANTE EL PERIODO REPRODUCTIVO

La distribución del petrel de Bulwer durante el periodo reproductivo se estudió en primer lugar analizando los datos de 104 viajes registrados con geolocalizadores entre 2010 y 2018. Durante la reproducción los petreles buscan el alimento mayoritariamente en aguas cercanas a las islas Canarias, tal y como indica el contorno de densidad Kernel estimada del 50% (figura 5). Ello se debe a que, tanto durante la incubación como durante la cría del pollo, los petreles van y vuelven continuamente a la colonia de cría tras cada viaje de alimentación (lo que se conoce en inglés como “*central place foragers*”), impidiéndoles alejarse mucho de la colonia.

Aun así, los contornos Kernel del 75% y 95% se extienden hasta la zona donde se sitúan las Azores, a unos 1.800 km de distancia, en un área de alimentación importante para diversas especies de aves marinas. Algunos petreles de Bulwer realizan largos viajes de alimentación hasta estas aguas, ya que las especies mesopelágicas de las que se alimenta son más abundantes en aguas oceánicas que en la plataforma continental (Kozlov, 1995; Catul *et al.*, 2011).

Además, se aprecian ciertas diferencias entre años (figura 6). En general, el contorno del 50% siempre se sitúa en torno a las islas Canarias, mientras que los contornos del 75% y 95% casi siempre se ubican en las Azores, remarcando de nuevo la importancia de esta zona en la mayoría de los años. El año 2015 es el que presenta contornos más amplios que el resto. En 2010 el contorno del 50% también se sitúa en las Azores, mientras que en 2018 los tres contornos se reducen a la zona de las islas Canarias. Sin embargo, la distribución de estos dos años es poco fiable, puesto que los datos no recogen todo el periodo reproductivo, debido a que en 2010 los geolocalizadores fueron colocados a mitad o al final de la cría, mientras que en 2018 fueron recogidos al inicio o a mitad de la cría, cuando las aves fueron encontradas en la colonia, posiblemente infraestimándose el área empleada.

Los datos obtenidos de los GPS para las épocas de cría de 2017 y 2018 permiten estudiar de manera más precisa el comportamiento de búsqueda de alimento y la distribución durante la época reproductiva. De los GPS recuperados se obtuvieron datos de 27 aparatos (14 en 2017 y 13



**Figura 5**

Áreas de alimentación de los petreles de Bulwer durante el periodo reproductivo obtenidas a partir de datos de geolocalización desde 2010 a 2018 (n = 15 individuos en 2010; n = 26 en 2011; n = 33 en 2012; n = 27 en 2013; n = 8 en 2014; n = 8 en 2015; n = 15 en 2016; n = 15 en 2017; n = 7 en 2018). Se representan los contornos de densidad Kernel estimada. La localización de la colonia de cría en Montaña Clara se representa con un punto verde.

**Figure 5**

Foraging grounds of the Bulwer's petrel during the breeding season based on geolocation data from 2010 to 2018 (n = 15 individuals in 2010; n = 26 in 2011; n = 33 in 2012; n = 27 in 2013; n = 8 in 2014; n = 8 in 2015; n = 15 in 2016; n = 15 in 2017; n = 7 in 2018). Contours from Kernel density estimation are shown. The green dot indicates the location of the study colony on Montaña Clara.

en 2018) de 25 individuos, que proporcionaron 74 viajes (49 en 2017 y 25 en 2018).

Según los datos GPS, la distribución durante la fase de incubación presenta la mayor densidad de posiciones cerca de las islas Canarias para ambos años (contorno 50%; figura 7). Sin embargo, las aves realizan grandes desplazamientos hasta las Azores, donde encontramos el contorno de densidad Kernel estimada del 95% para ambos años, e incluso el del 75% en 2018. Es en esta fase de incubación cuando recorren mayores distancias ( $2.257 \pm 1.767$  km) y



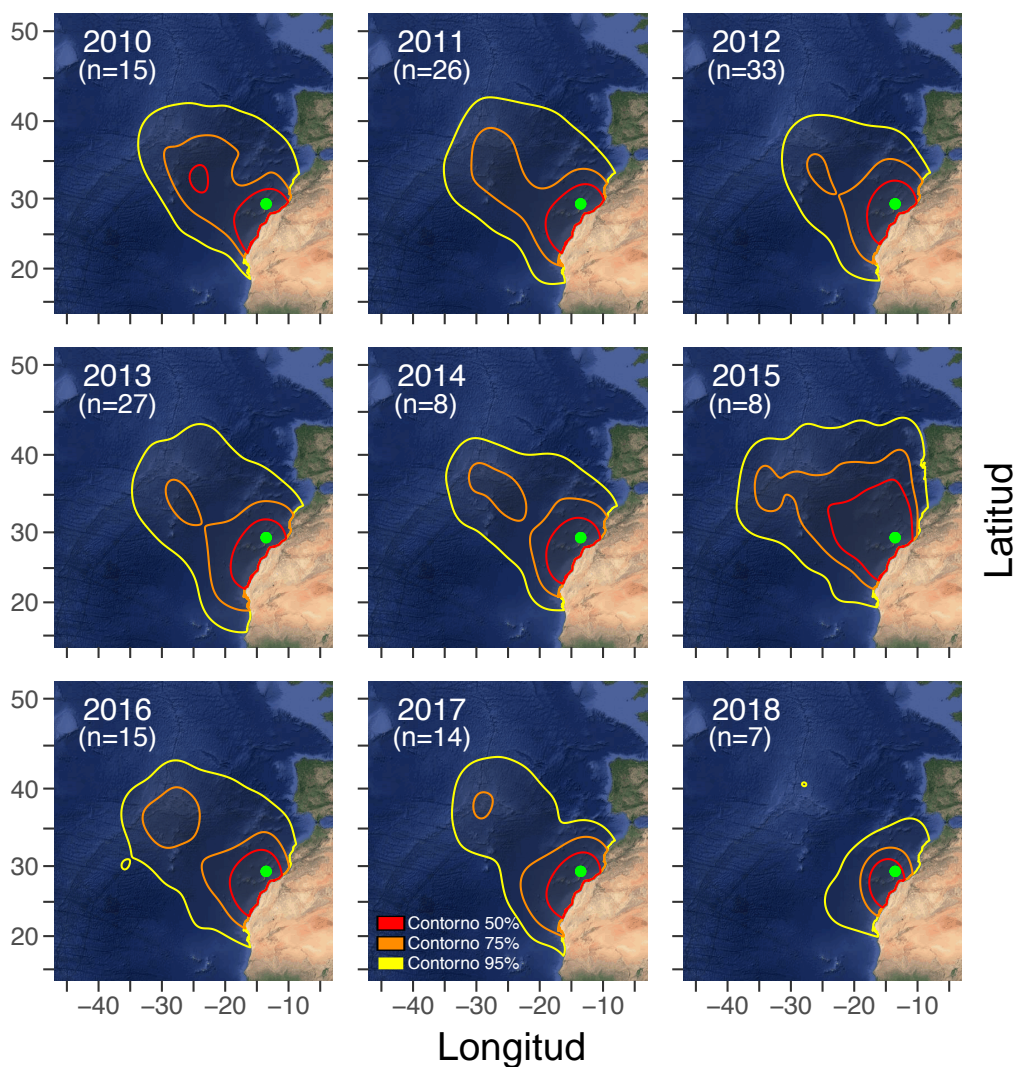
## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

**Figura 6**

Distribución de los petreles de Bulwer durante el periodo reproductivo a lo largo de los años, desde 2010 a 2018, en base a datos de geolocalización. Los años 2010 y 2018 no incluyen datos de toda la época de cría por lo que sus contornos son poco representativos. Se representan los contornos de densidad Kernel estimada. La localización de la colonia de cría en Montaña Clara se representa con un punto verde. El tamaño muestral representa el número de individuos equipados con geolocalizador para la época de cría de cada año.

**Figure 6**

Distribution of Bulwer's petrel during the breeding season over the years, from 2010 to 2018, obtained from geolocation data. Data from 2010 and from 2018 are incomplete which possibly underestimate the size of the foraging grounds. Contours from Kernel density estimation are shown. The green dot indicates the location of the study colony on Montaña Clara. The sample size represents the number of individuals tracked with geolocators for the breeding season each year.

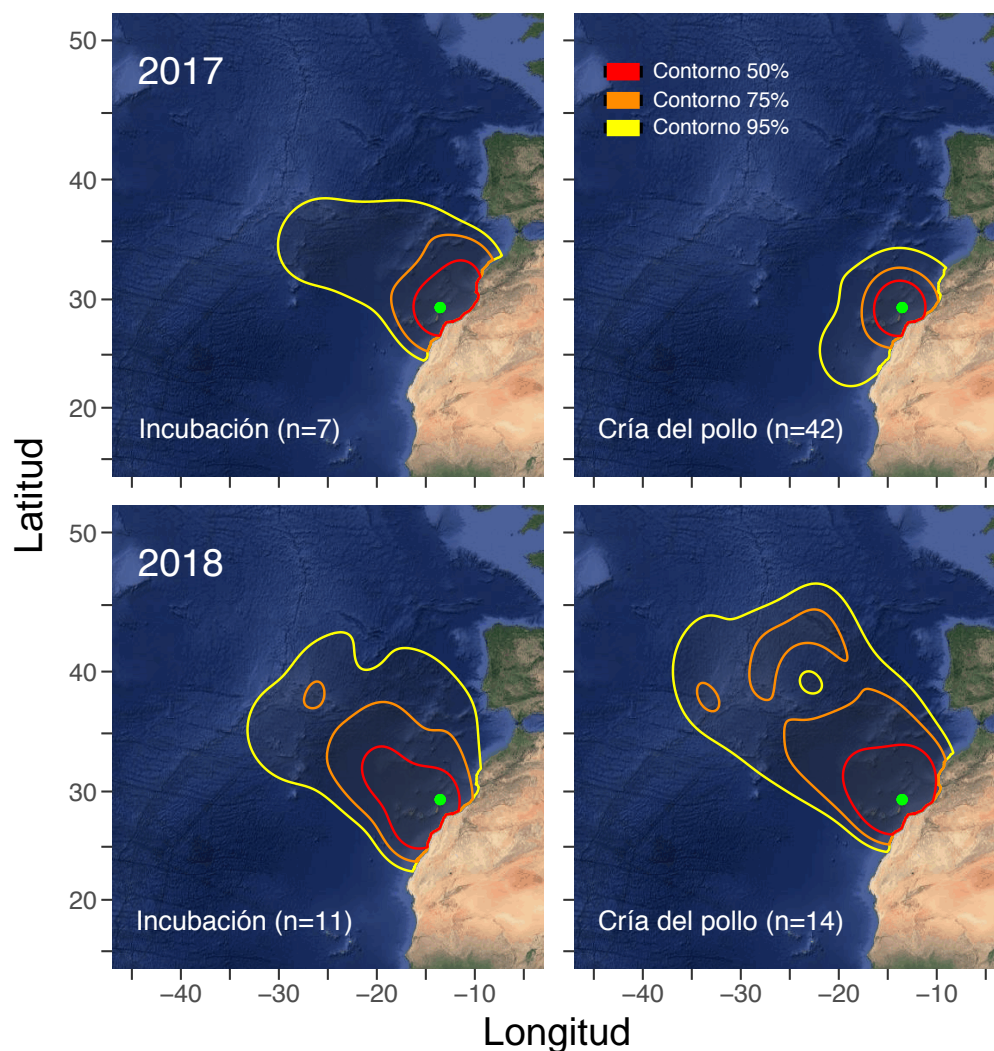


realizan los viajes más largos en duración ( $5,6 \pm 3,9$  días; tabla 2). No obstante, estos valores resultan inferiores a la duración de los viajes encontrada durante el periodo de incubación de petreles de Bulwer de Salvaje Grande (islas Salvajes), de  $10,8 \pm 3,3$  días de media (Dias *et al.*, 2016). Estos largos viajes son posibles gracias a los prolongados turnos de incubación en el petrel de Bulwer, que pueden llegar a ser de hasta 15 días (datos propios). La máxima distancia recorrida en esta fase por un individuo en un único viaje fue de 4.866 km en 9 días.

De manera opuesta, durante la fase de cría del pollo las aves se distribuyen principalmente en el entorno de las islas Canarias para ambos años, donde se sitúan los contornos del 50%, así como

los del 75% y 95% para el año 2017 (figura 7), lo que refleja la tendencia de los adultos a realizar viajes relativamente cortos para mantener una frecuencia elevada de las cebas a los pollos. Sin embargo, en 2018 la distribución también se extiende hasta las Azores (contornos del 75% y 95%; figura 7). Estas diferencias entre ambos años sugieren una cierta flexibilidad en las estrategias de búsqueda de alimento en función de las condiciones ambientales del año.

Estudios previos han descrito que el número total de días que los pollos son atendidos por uno de los progenitores es variable y no influye en la condición o la supervivencia de los pollos (Pinto *et al.*, 2016). Sin embargo, su duración puede verse condicionada por las fases de luna llena, y los



**Figura 7**  
Distribución del petrel de Bulwer durante la fase de incubación y de cría del pollo, para los años 2017 y 2018 a partir de datos GPS. Se representan los contornos de densidad Kernel estimada. La localización de la colonia de cría en Montaña Clara se representa con un punto verde. El tamaño muestral representa el número de viajes GPS.

**Figure 7**  
Distribution of Bulwer's petrel during the incubation and chick-rearing periods, for 2017 and 2018, obtained from GPS data. Contours from Kernel density estimation are shown. The green dot indicates the location of the study colony on Montaña Clara. The sample size represents the number of GPS trips.

pollos que nacen en torno a los días de luna llena son empollados durante periodos inferiores de tiempo (Pinto *et al.*, 2016).

La fecha media de nacimiento de los pollos en 2017 fue el 17 de julio ( $\pm 3$  días), y la luna llena se produjo el día 9 de este mes, por lo que el día 17 se encontraba en fase menguante alcanzándose la luna nueva el 23 de julio. Sin embargo, en 2018 la fecha media de nacimiento de los pollos fue el 25 de julio ( $\pm 7$  días), mientras que la luna llena se produjo el día 27 de este mes. La coincidencia de la luna llena con el periodo de eclosión en 2018 encajaría con el hecho de que el 2018 algunos de los viajes se produjeran a zonas más lejanas a la colonia, alcanzándose en esta fase y año la máxima distancia a la colonia (tabla 2).

Este comportamiento podría explicarse por la teoría del “riesgo de depredación”, que es mayor durante las fases de luna llena debido a la mejora de la eficiencia en la caza de los predadores en la colonia (Mougeot y Bretagnolle, 2000). Sin embargo, este hecho parece que ocurre más en animales que no se reproducen, mientras que en el caso de los reproductores podría deberse por una menor eficiencia en la pesca en superficie durante las noches próximas a la luna llena. La falta de presas en superficie les obligaría a intensificar el esfuerzo de búsqueda, lo que se conoce como la teoría de la “eficiencia en el forrajeo” (Mougeot y Bretagnolle, 2000). Ya que sus principales presas no se desplazarían a la superficie, se verían obligados a desplazarse a zonas más productivas

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Factores fijos		Tiempo total (días)					Distancia total recorrida (km)		
Factor	Categoría	Media	DE	Min.	Máx.	Test	Media	DE	Min.
Sexo	Macho (n = 25)	3,3	3,4	0,2	10,8	$F_{1,57} = 0,0$	1.342,7	1.647,1	58,5
	Hembra (n = 34)	3,0	3,3	0,3	11,9	$P = 0,956$	1.132,3	1.505,2	80,8
Fase	Incubación (n = 14)	5,6	3,9	0,7	11,0	$F_{1,57} = 6,0$	2.256,7	1.766,9	126,5
	Cría del pollo (n = 45)	2,3	2,7	0,2	11,9	<b><math>P = 0,018</math></b>	899,4	1.350,5	58,5
Año	2017 (n = 37)	2,3	2,3	0,6	9,2	$F_{1,57} = 0,2$	838,4	1.013,1	144,6
	2018 (n = 22)	4,5	4,2	0,2	11,9	$P = 0,649$	1.865,7	2.058,6	58,5

**Tabla 2**

Tiempo total, distancia total recorrida y máxima distancia a la colonia del petrel de Bulwer calculados en base a 59 viajes GPS completos. Se muestra la media, desviación estándar (DE), máximo y mínimo. Se realizaron análisis de la varianza (ANOVA) de modelos mixtos lineales generales para cada una de las variables en función de diferentes factores: sexo, fase (incubación y cría del pollo) y año, corrigiendo por el individuo. Las diferencias significativas entre las categorías de un factor son mostradas en negrita. El tamaño muestral representa el número de viajes GPS.

**Table 2**

Total time, total distance covered and maximum distance to the colony of Bulwer's petrel calculated from 59 complete GPS trips. Mean, standard deviation (DE), maximum and minimum values are shown. Analysis of variance (ANOVA) for general linear mixed models were carried out for each variable, according to different factors: sex, phase (incubation and chick rearing), and year. Significant differences between factor categories are shown in bold. The sample size represents the number of GPS trips.

como las Azores, donde la topografía, dominada por montes submarinos, favorecen la disponibilidad de aquellas presas que realizan migraciones diarias verticales incluso en condiciones de luz (Dias *et al.*, 2016).

A pesar de la diferencia entre años, de forma general durante la fase de cría del pollo las distancias recorridas ( $899 \pm 1.351$  km) y el tiempo empleado ( $2,3 \pm 2,7$  días) son significativamente inferiores a los obtenidos durante la fase de incubación (tabla 2). La máxima distancia recorrida por un ave para un único viaje en esta fase fue de 6.329 km en 11 días. No existen diferencias significativas entre años muestreados (tabla 2), ni en la interacción entre años y fases, aunque las distribuciones de densidad Kernel pareciesen mostrar lo contrario. Además, tampoco se encontraron diferencias entre sexos (tabla 2).

Si se observan las trayectorias de los viajes en detalle (figura 8, animaciones 2 a 5), se aprecia con mayor claridad el comportamiento estrictamente oceánico del petrel de Bulwer, puesto que sólo visita aguas oceánicas profundas en la dorsal oceánica y raramente se adentra en aguas neríticas por encima de la plataforma

continental. Además, realizan los desplazamientos tanto durante el día como durante la noche (figura 8).

La distribución entre machos y hembras solapa bastante durante la fase de incubación e incluso en la etapa inicial de la fase de cría del pollo, cuando éste aún no llega a los 10 días de edad (figura 9). Además, en esta etapa se aprecian viajes circulares en ambos sexos. Sin embargo, las hembras presentan viajes algo más cortos, llegando a las Azores o la zona de la dorsal oceánica, mientras que los machos sobrepasan dicha zona y se desplazan aún más lejos de la dorsal.

Las grandes diferencias entre sexos parecen encontrarse en la época de cría del pollo mayor de 10 días, cuando los machos muestran distribuciones muy amplias representadas en los contornos de densidad Kernel estimada del 95%, a diferencia de las hembras, que presentan áreas de campeo algo menores. Sin embargo, para la época de cría del pollo mayor de 10 días sólo disponemos de dos viajes de machos: uno en 2018 que viaja hasta las Azores y otro de 2017, cuyo viaje es mucho más corto y se queda cerca de las islas Canarias. Estas diferencias entre ambos viajes podrían deberse al efecto de la luna, siendo el viaje de 2018 mucho mayor al verse afectado por la luminosidad de la luna. Por su parte, los viajes de las hembras para la fase de cría del pollo mayor de 10 días son más numerosos durante 2017 (n = 23) que durante 2018 (n = 3 y de un mismo individuo).

En general, si se contara con un tamaño muestral balanceado por periodos, sexos y años, y no hubiese diferencias en la influencia de la luna entre 2017 y 2018, sería lógico encontrar viajes más largos cuando el pollo es mayor ya que, aunque sus requerimientos energéticos son mayores, también tienen mayor capacidad de ayuno debido a las reservas de grasas que acumulan, por lo que pueden estar más días sin ser alimentados



### Animación 2

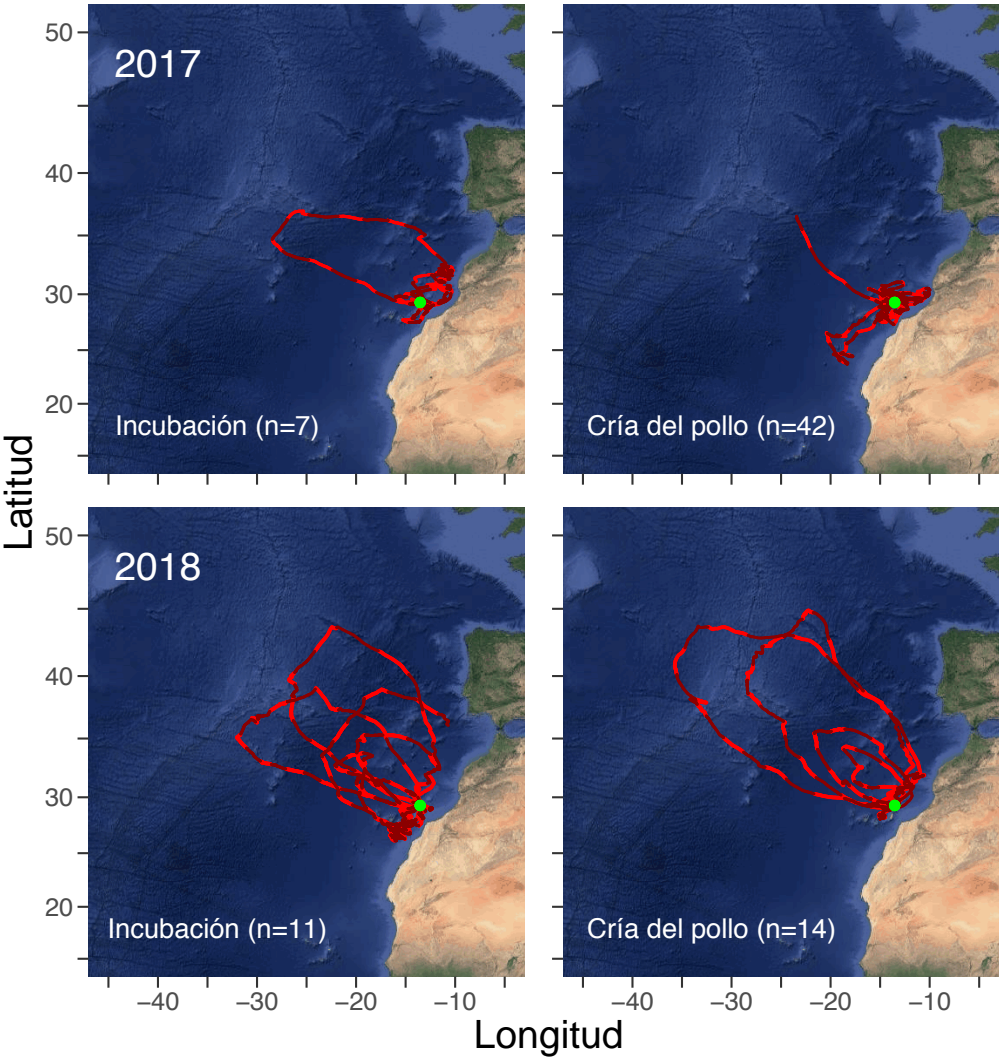
Viajes de petrel de Bulwer registrados mediante GPS durante el periodo reproductivo de 2017.

### Animation 2

Bulwer's petrel trips registered by GPS during the breeding season of 2017.



Máxima distancia a la colonia (km)						
Máx.	Test	Media	DE	Min.	Máx.	Test
6.329,4	$F_{1,57} = 0,0$	389,6	580,0	25,6	2.395,6	$F_{1,57} = 0,7$
5.952,4	$P = 0,824$	296,4	490,8	14,7	1.896,3	$P = 0,399$
4.866,1	$F_{1,57} = 5,4$	617,8	648,3	42,2	1.853,1	$F_{1,57} = 7,3$
6.329,4	$P = 0,024$	248,2	457,9	14,7	2.395,6	$P = 0,009$
4.455,9	$F_{1,57} = 0,2$	196,9	269,5	28,9	1.528,6	$F_{1,57} = 1,4$
6.329,4	$P = 0,609$	569,7	743,8	14,7	2.395,6	$P = 0,264$



**Figura 8**  
Detalle de los viajes de GPS de petreles de Bulwer para los años 2017 y 2018 durante la incubación y la cría del pollo. Se representan en rojo claro las localizaciones durante el día, y en rojo oscuro las localizaciones durante la noche. La ubicación de la colonia de cría en Montaña Clara se representa con un punto verde. El tamaño muestral representa el número de viajes GPS.

**Figure 8**  
Detail of GPS logger trips for 2017 and 2018 of Bulwer's petrel during the incubation and chick-rearing periods. Day locations are shown in light red and night locations in dark red. The green dot indicates the location of the study colony on Montaña Clara. The sample size represents the number of GPS trips.



**Animación 3**  
Viajes de petrel de Bulwer registrados mediante GPS durante el periodo reproductivo de 2017, visualizando la ruta completa de los viajes realizados.

**Animation 3**  
Bulwer's petrel trips registered by GPS during the breeding season of 2017, visualizing the complete trajectories.



**Animación 4**  
Viajes de petrel de Bulwer registrados mediante GPS durante el periodo reproductivo de 2018.

**Animation 4**  
Bulwer's petrel trips registered by GPS during the breeding season of 2018.

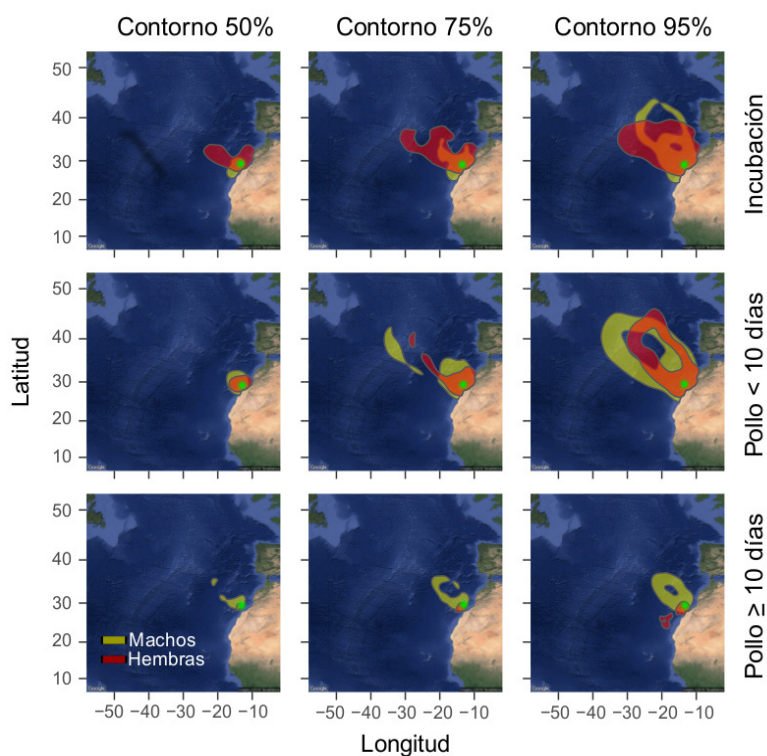


**Animación 5**  
Viajes de petrel de Bulwer registrados mediante GPS durante el periodo reproductivo de 2018, visualizando la ruta completa de los viajes realizados.

**Animation 5**  
Bulwer's petrel trips registered by GPS during the breeding season of 2018, visualizing the complete trajectories.



## RESULTADOS Y DISCUSIÓN



**Figura 9**  
Solapamiento entre sexos en la distribución durante el periodo reproductivo del petrel de Bulwer a partir de los datos de GPS. Se diferencian las etapas de incubación (arriba:  $n = 2$  y  $n = 4$  viajes para machos y hembras en 2017, respectivamente;  $n = 8$  y  $n = 3$  en 2018), cría del pollo menor de 10 días (centro:  $n = 8$  y  $n = 8$  en 2017;  $n = 6$  y  $n = 4$  en 2018), y cría del pollo igual o mayor de 10 días (abajo:  $n = 1$  y  $n = 23$  en 2017;  $n = 1$  y  $n = 3$  en 2018). Se representan los contornos de densidad Kernel estimada. La localización de la colonia de cría en Montaña Clara se representa con un punto verde.

**Figure 9**  
Overlap between sexes in the breeding distribution of the Bulwer's petrel from GPS data. Breeding phase (top:  $n = 2$  and  $n = 4$  trips in 2017, for males and females respectively;  $n = 8$  and  $n = 3$  in 2018), rearing of a chick younger than 10 days old (centre:  $n = 8$  and  $n = 8$  in 2017;  $n = 6$  and  $n = 4$  in 2018), and rearing of a chick equal or older than 10 days old (bottom:  $n = 1$  and  $n = 23$  in 2017;  $n = 1$  and  $n = 3$  in 2018) are differentiated. Contours from Kernel density estimation are shown. The green dot indicates the location of the study colony on Montaña Clara.

y permiten a los progenitores hacer viajes de mayor duración que durante los primeros días de vida del pollo (Phillips *et al.*, 2017). De igual manera, el área de alimentación durante la cría del pollo debería ser más constreñida que durante la incubación, ya que los pollos tienen menor capacidad de ayuno que los adultos durante la incubación (al menos hasta que los pollos llegan a la mitad o casi final del periodo de cría; Phillips *et al.*, 2017).

### MIGRACIÓN Y ECOLOGÍA ESPACIAL DURANTE EL PERIODO INVERNAL

Cuando se representa la distribución de todos los individuos durante la época de invernada (desde el inicio de la primera parada migratoria hasta el inicio de la migración prenupcial) para el conjunto de años gracias a los datos de geolocalización, se pueden distinguir dos zonas principales de invernada: el Atlántico Central (entre 20° N y 10° S de latitud) y el Atlántico Sur (por debajo de 15° S aproximadamente; figura 10). Además, se sigue apreciando la presencia de individuos en las Azores al tratarse de un área importante para la alimentación del petrel de Bulwer.

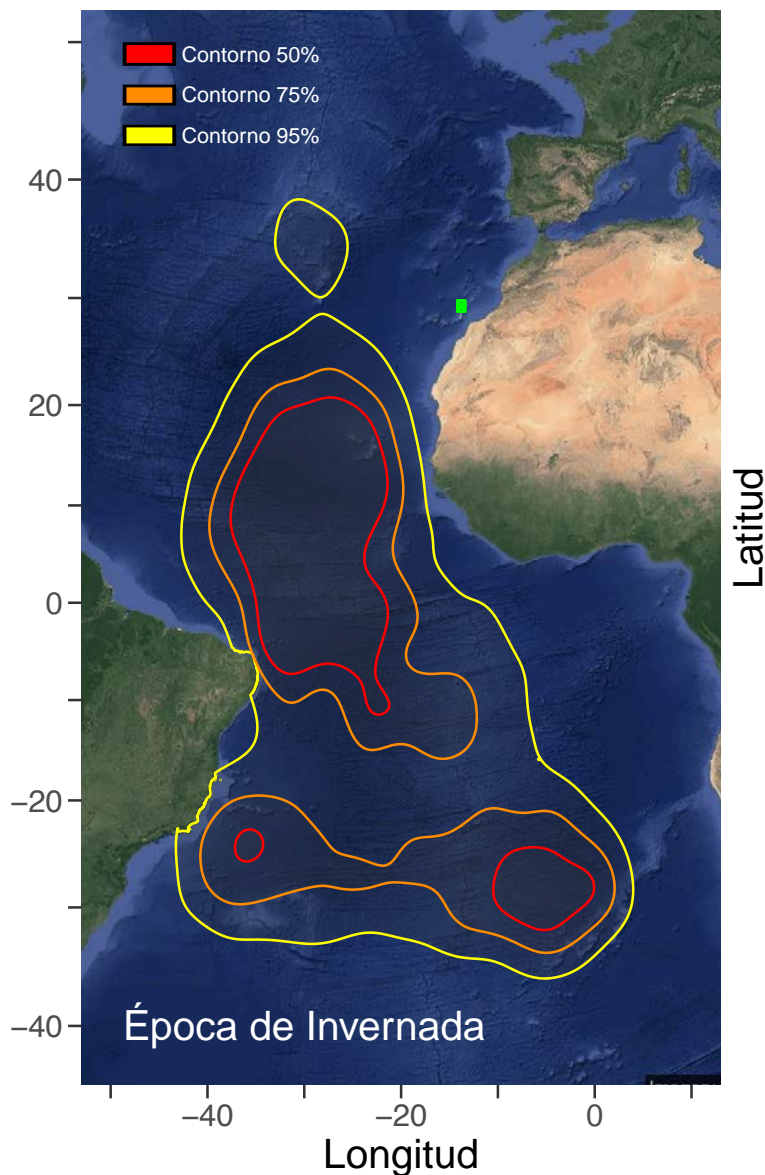
La mayoría de los individuos comienzan la migración postnupcial entre finales de agosto y principios de septiembre, sin grandes diferencias entre los que se dirigen al Atlántico Central o Sur (tabla 3). Generalmente, pasan la última noche en la colonia algunos días antes de comenzar la migración (figura 11, tabla 3). Sin embargo, en el caso de cuatro individuos la fecha de la última noche en la colonia es visiblemente anterior al comienzo de la migración postnupcial (figura 11). Antes de partir hacia los cuarteles de invernada, dichos individuos realizaron posiblemente un viaje de alimentación hacia aguas cercanas a las Azores, un área repetidamente utilizada por los petreles durante la época de cría.

El inicio de la primera parada migratoria se produce a mediados de septiembre (tabla 3). Se aprecian dos comportamientos migratorios diferenciados según si los petreles invernán en el Atlántico Central o Sur. Por un lado, las aves que invernán en el Atlántico Central muestran solamente dos, o como máximo tres, intervalos de desplazamiento migratorio, que básicamente corresponden a un corto periodo de migración post- y prenupcial (figura 11). Es decir, en general migran desde la colonia hasta el Atlántico

Central (migración postnupcial) y viceversa (migración prenupcial) de forma directa, o hacen una pequeña parada migratoria antes de llegar a su destino. Sin embargo, las aves que invernán en el Atlántico Sur realizan hasta cinco paradas migratorias y retoman el desplazamiento migratorio en otras tantas ocasiones. Ello les permite cubrir de forma escalonada la mayor distancia existente entre las islas Canarias y el Atlántico Sur. Estas diferencias en cuanto al número de paradas migratorias ya habían sido reportadas previamente entre poblaciones migradoras de larga y corta distancia de una misma especie (Monti *et al.*, 2018).

Los petreles de Bulwer que invernán en el Atlántico Sur empiezan su migración prenupcial a finales de marzo o principios de abril, mientras que aquellos que invernán en el Atlántico Central la comienzan más tarde, entre mediados y finales de abril (tabla 3). La fecha de llegada a la zona de cría, la primera noche en la colonia y el primer día en la hura, suelen ser en días muy próximos (figura 11). Sin embargo, algunos animales presentan varios días de diferencia entre la primera noche en la colonia y el primer día en la hura, o incluso ambas fechas distan mucho de la llegada a la zona de cría (y fin de la migración). Estos casos podrían deberse a animales “sabáticos” (que deciden no reproducirse en un determinado año), puesto que, a pesar de haber vuelto de sus cuarteles de invernada a las aguas cercanas a la colonia, se demoran en regresar a la colonia o entrar en una hura. Los años sabáticos constituyen una estrategia habitual en aves marinas que comparten una alta supervivencia adulta, madurez sexual diferida en varios años y baja fecundidad (Oro y Martínez-Abrain, 2004).

Cuando se observa la distribución de los individuos seguidos con geolocalizador durante la época de invernada para cada año muestreado (2010-2018), se aprecian algunas diferencias (figura 12). De forma general, en todos los años la distribución abarca todo el centro y el sur del Atlántico, encontrando contornos del 50% en ambos lugares. Sin embargo, en algunos años las aves que migran al Atlántico Sur se concentran en mayor medida en el sureste, mientras que los contornos del 50% en la parte oeste son menos conspicuos (invernadas 2010-2011, 2011-2012, 2012-2013, 2015-2016). En el invierno de 2013-2014 la mayoría de los individuos invernaron en el Atlántico Central, mientras que la ausencia de contornos del 50% en el Atlántico Sur indica



**Figura 10**

Distribución invernada del petrel de Bulwer obtenida a partir de datos de geolocalización desde 2010 a 2018 (n = 14 individuos en la invernada 2010-2011; n = 16 en 2011-2012; n = 26 en 2012-2013; n = 11 en 2013-2014; n = 4 en 2014-2015; n = 8 en 2015-2016; n = 14 en 2016-2017; n = 8 en 2017-2018). Se incluyen los datos desde el inicio de la primera parada migratoria hasta el inicio de la migración prenupcial. Se representan los contornos de densidad Kernel estimada. La localización de la colonia de cría en Montaña Clara se representa con un punto verde.

**Figure 10**

Non-breeding distribution of Bulwer's petrel based on geolocation data from 2010 to 2018 (n = 14 individuals for the non-breeding season in 2010-2011; n = 16 in 2011-2012; n = 26 in 2012-2013; n = 11 in 2013-2014; n = 4 in 2014-2015; n = 8 in 2015-2016; n = 14 in 2016-2017; n = 8 in 2017-2018). Data from the first migratory stopover to the beginning of the prenuptial migration is included. Contours from Kernel density estimation are shown. The green dot indicates the location of the study colony on Montaña Clara.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Tabla 3

Fenología migratoria de la población española de petrel de Bulwer según la zona de invernada. Se indican la media y desviación estándar (en días) obtenidas a partir de 80 viajes anuales de 44 individuos diferentes seguidos con geolocalizadores.

Fenofase	Atlántico Central	Atlántico Sur	Total
Última noche en la colonia	27 agosto ± 23,2	28 agosto ± 22,9	27 agosto ± 22,9
Inicio migración postnupcial	6 septiembre ± 22,4	4 septiembre ± 21,2	5 septiembre ± 21,6
Inicio primera parada migratoria	22 septiembre ± 27,6	17 septiembre ± 26,0	19 septiembre ± 26,6
Inicio migración prenupcial	22 abril ± 6,7	9 abril ± 13,2	14 abril ± 12,7
Llegada a la zona de cría	25 abril ± 6,5	28 abril ± 5,4	27 abril ± 5,9
Primera noche en la colonia	1 mayo ± 8,2	2 mayo ± 7,9	1 mayo ± 8,0
Primera noche en la hura	9 mayo ± 18,6	8 mayo ± 11,8	8 mayo ± 14,6

Table 3

Migratory phenology of the Spanish population of Bulwer's petrel by non-breeding areas. Means and standard deviations (in days) of different phenological dates are shown, based on 80 year-round trips corresponding to 44 different individuals tracked with geolocators.

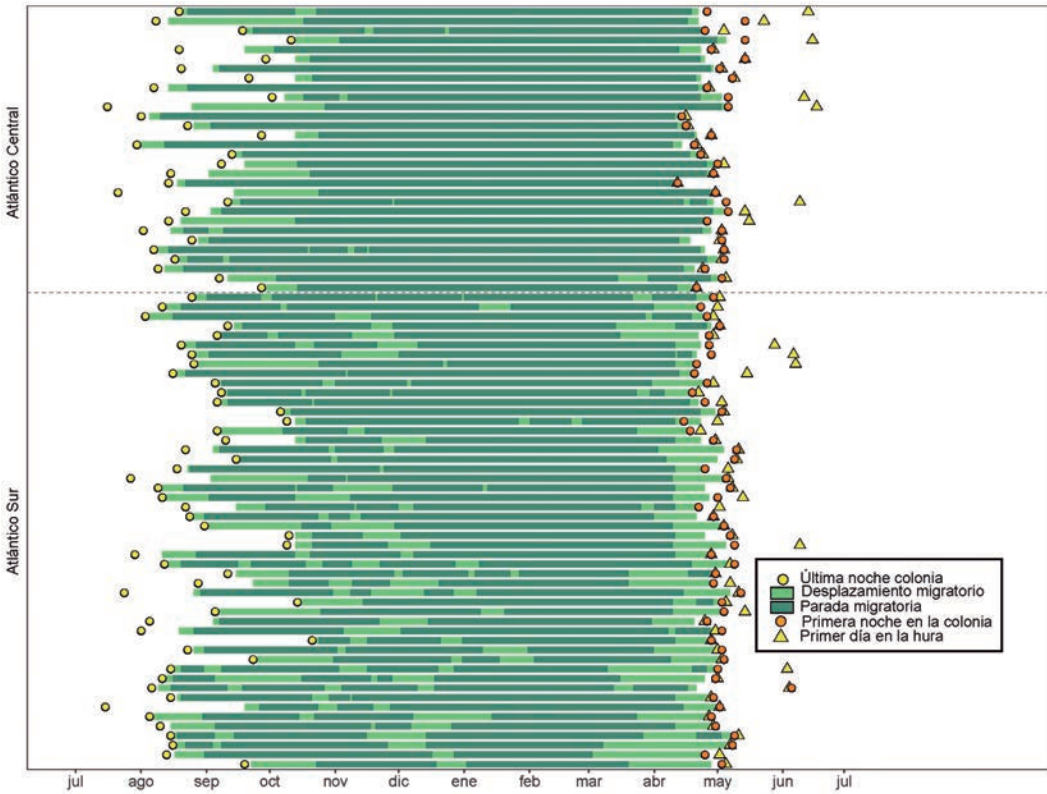


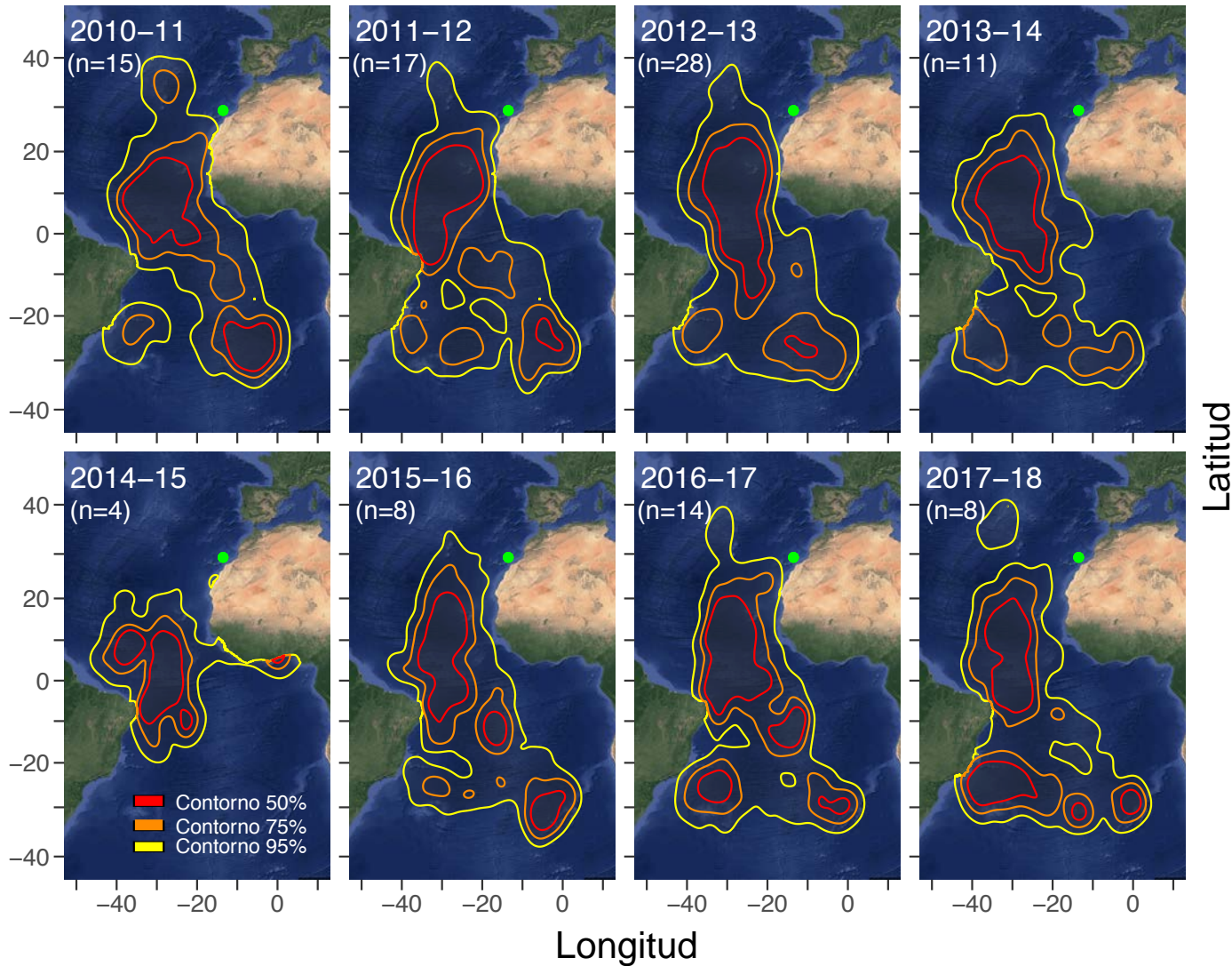
Figura 11

Fenología del petrel de Bulwer basada en 80 viajes anuales de 44 individuos diferentes, teniendo en cuenta los datos obtenidos de los geolocalizadores de los cuales se pudieron inferir todas las fechas fenológicas. Las barras de color verde claro y oscuro representan el desplazamiento migratorio y las paradas migratorias, respectivamente. Los puntos amarillo y naranja representan la última y primera noche en la colonia, respectivamente; y el triángulo amarillo el primer día en la hura. Los viajes están desglosados en función de la zona de invernada (Atlántico Central o Sur).

Figure 11

Year-round phenology of Bulwer's petrel based on 80 trips of 44 different individuals obtained from geolocators whose all phenological dates could be inferred. Barplot in light and dark green show the migration and staging periods, respectively. The yellow and orange dots indicate the last and first night at the colony, respectively. The yellow triangle indicates the first day in the burrow. Trips are divided according to their non-breeding area (Central or South Atlantic).





Latitud

Longitud

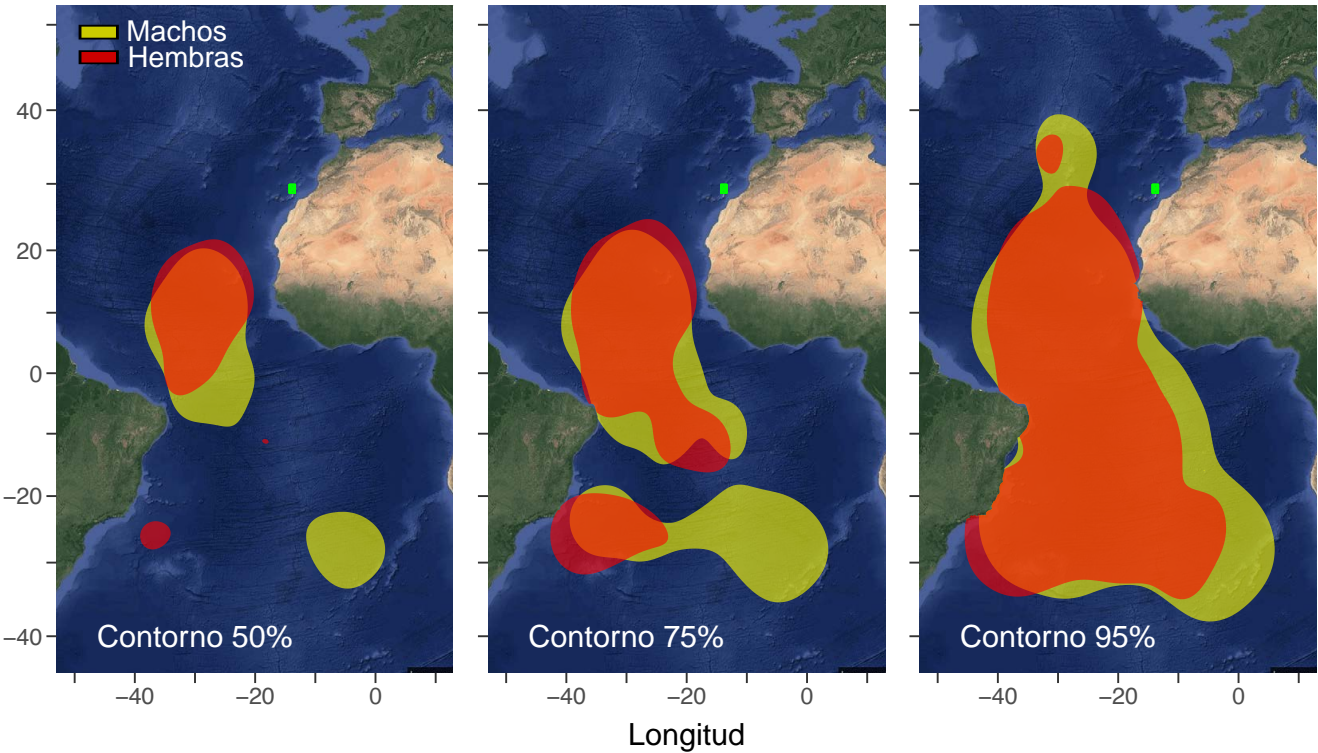
una baja presencia de la especie en dicha área. Esta situación se ve aún más marcada para la invernada 2014-2015, donde ningún contorno alcanza la zona del Atlántico Sur, si bien es cierto que el bajo número de aves seguidas durante esta invernada [cuatro individuos] puede ser poco representativo (figura 12). Estas diferencias seguramente se deben a las distintas condiciones ambientales de cada año.

Durante la invernada, ambos sexos se distribuyen por todo el Atlántico y presentan un elevado solapamiento, principalmente cuando se representan los contornos del 95% que prácticamente suponen el total de los datos (figura 13). Sin embargo, las mayores diferencias se aprecian en los contornos

**Figura 12**  
Distribución de los petreles de Bulwer durante el periodo de invernada lo largo de los años, desde 2010 a 2018, en base a datos de geolocalización. Cada época de invernada corresponde al periodo invernal entre dos años calendarios. Se representan los contornos de densidad Kernel estimada. La localización de la colonia de cría en Montaña Clara se representa con un punto verde. El tamaño muestral representa el número de individuos seguidos con geolocalizador para cada invernada.

**Figure 12**  
Distribution of Bulwer's petrel during the non-breeding season over the years, from 2010 to 2018, obtained from geolocation data. Each non-breeding season corresponds to the non-breeding period between two calendar years. Contours from Kernel density estimation are shown. The green dot indicates the location of the study colony on Montaña Clara. The sample size represents the number of individuals tracked with geolocator each non-breeding season.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN



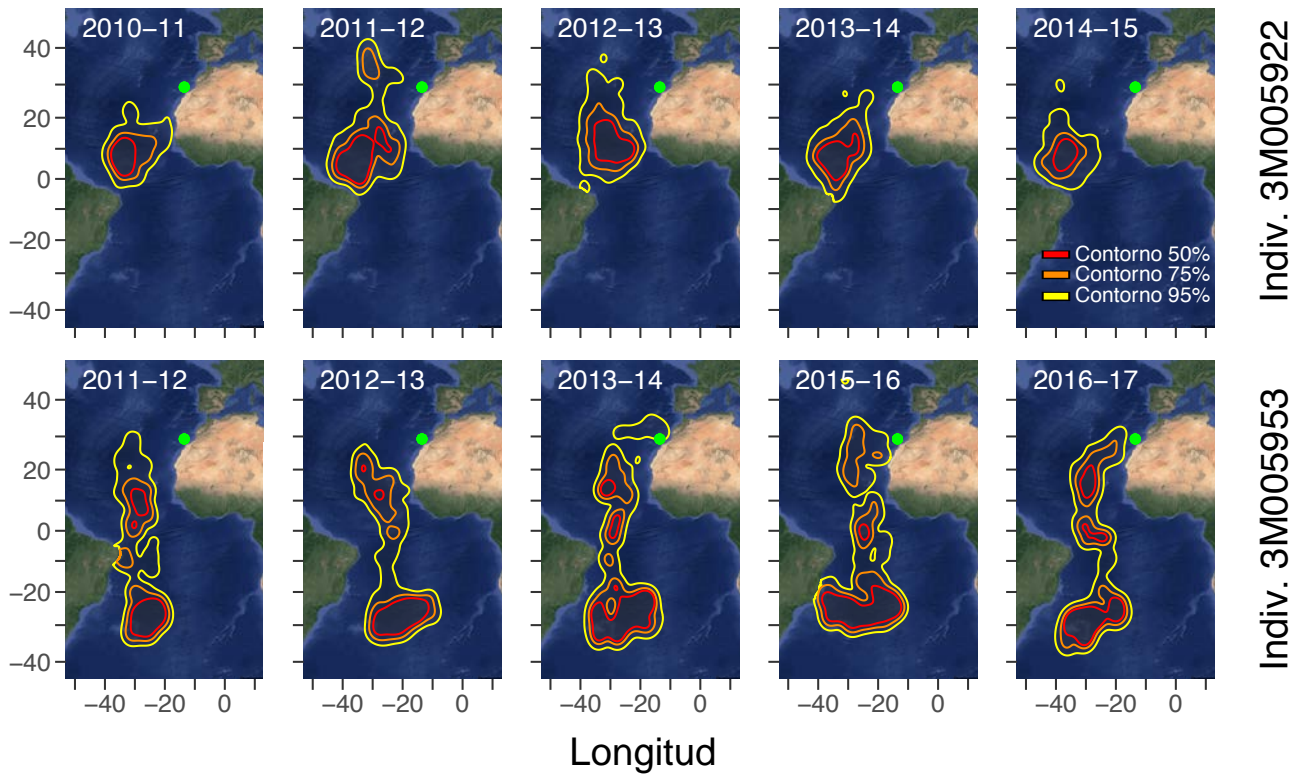
**Figura 13**  
Solapamiento entre sexos en la distribución invernol del petrel de Bulwer a partir de datos de 85 viajes registrados con geolocalizadores (58 machos y 27 hembras). Se representan los contornos de densidad Kernel estimada. La localización de la colonia de cría en Montaña Clara se representa con un punto verde.

**Figure 13**  
Overlap distribution between males and females of Bulwer's petrels during the non-breeding season obtained from 85 trips registered by geolocators (58 males and 27 females). Contours from Kernel density estimation are shown. The green dot indicates the location of the study colony on Montaña Clara.

del 50% y del 75%, donde las distribuciones de las hembras en el Atlántico Sur se restringen a la zona oeste, mientras que los machos se encuentran también en la zona este, indicando que existe un mayor número de posiciones de machos en este área y, posiblemente, que pasan más tiempo en esta zona que las hembras.

La distribución invernol de una selección de individuos seguidos con geolocalizador durante varios años muestra grandes diferencias entre ellos, pero mucha consistencia a nivel individual (figura 14). Por ejemplo, durante cinco años consecutivos, el individuo #3M005922 invernó en el Atlántico Central, mientras que el individuo #3M005953 invernó en el Atlántico Sur, modificando ligeramente su distribución en función del año.

La corrección de los datos de geolocalizadores utilizando métodos probabilísticos permite estudiar más en detalle las rutas migratorias seguidas por los petreles de Bulwer. A modo de ejemplo, en la figura 15 se muestra la distribución anual de tres individuos seguidos con geolocalizador durante tres años consecutivos (2011-2012, 2012-2013 y 2013-2014).



**Figura 14**  
Distribución invernada de dos petreles de Bulwer en cinco años consecutivos en base a datos de geolocalización. Se representan los contornos de densidad Kernel estimada. La localización de la colonia de cría en Montaña Clara se representa con un punto verde.

**Figure 14**  
Distribution of two Bulwer's petrels during the non-breeding season for five consecutive years based on geolocation data. Contours from Kernel density estimation are shown. The green dot indicates the location of the study colony on Montaña Clara.



Adulto de petrel de Bulwer equipado con un geolocalizador colocado en la pata en una anilla de PVC.  
Bulwer's petrel adult with a geolocator attached to its legs with a PVC ring.  
© Carlos Soria



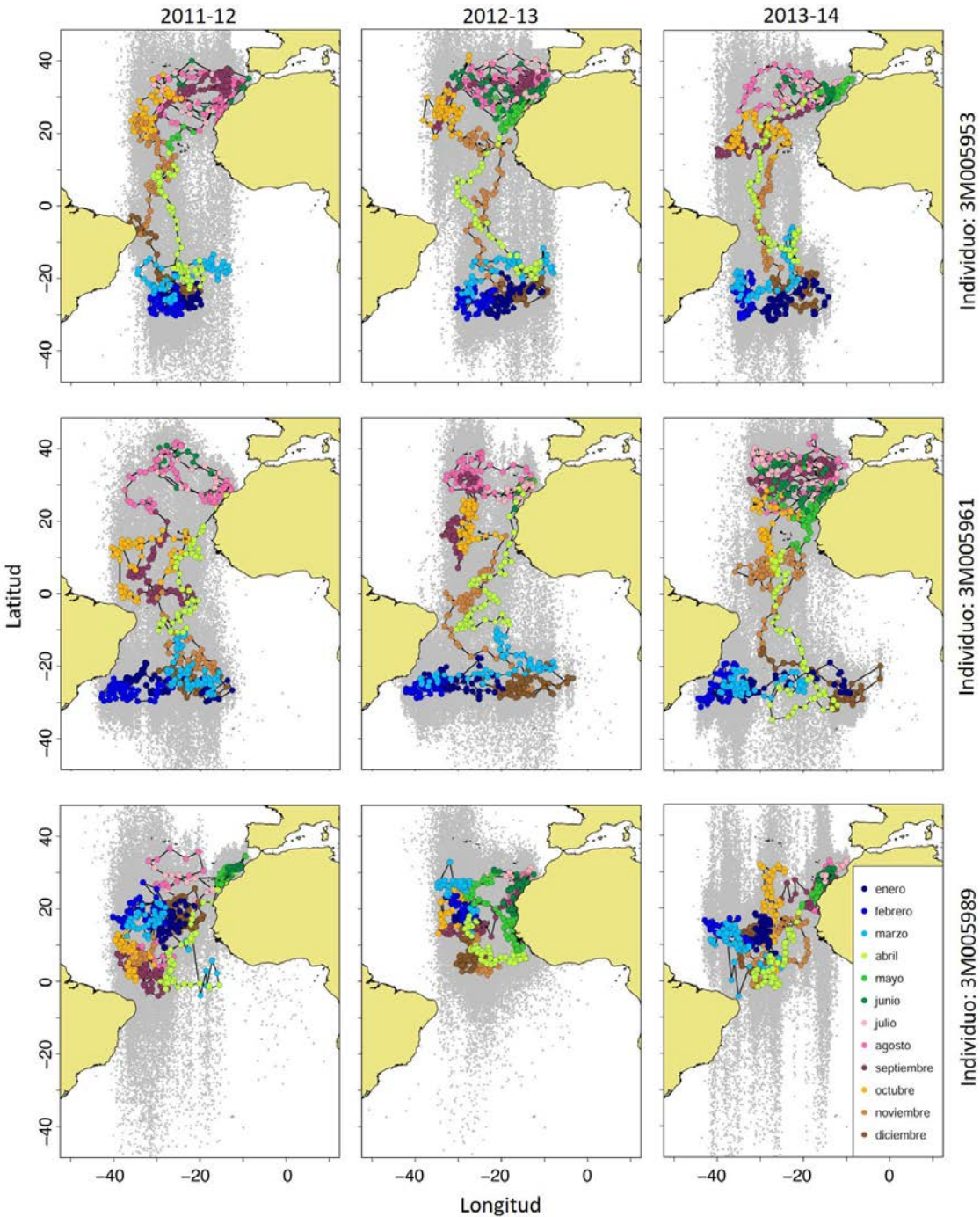
RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Figura 15

Distribución anual de tres petreles de Bulwer seguidos con geolocalizadores durante tres años consecutivos. Las distribuciones fueron inferidas a través de modelos probabilísticos que crean una nube de posiciones posibles (representadas en el mapa por círculos grises), teniendo en cuenta los parámetros definidos en el modelo. Las posiciones representadas por diferentes colores dependiendo del mes del año son las más probables obtenidas por el modelo probabilístico.

Figure 15

Annual distribution of three Bulwer's petrels tracked with geolocators for three consecutive years. The distributions were inferred based on probabilistic models that create a cloud of possible positions (represented in the map by grey dots), based on the parameters defined in the model. The positions, represented by circles of different colours depending on the month (from January to December), are the most probable ones obtained by the model.



Se observa una consistencia espacio-temporal en las rutas migratorias seguidas por los petreles, principalmente durante la migración postnupcial de 2012-2013 y 2013-2014, en los dos individuos que migran hacia el Atlántico Sur. Además, estos tres individuos migran cada año al mismo área de invernada, sugiriendo una gran fidelidad a las mismas (figura 15).

ESTRATEGIAS DE MIGRACIÓN A NIVEL METAPOBLACIONAL

Los datos de geolocalización para el estudio de la migración a nivel metapoblacional muestran cómo los individuos que se reproducen en las islas Canarias (islote de Montaña Clara) y en Azores (islote de Vila) pasan la época de invernada divididos

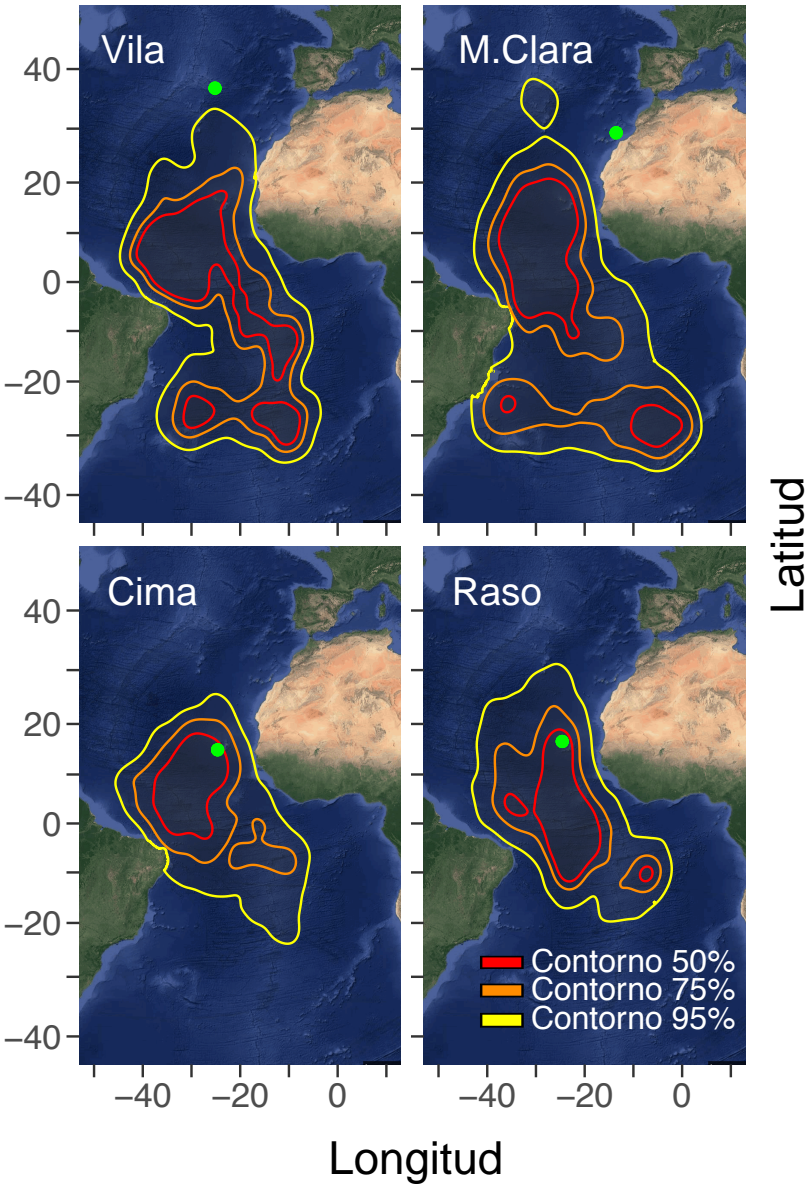


entre el Atlántico Central y Sur, abarcando parte de la costa de Brasil y quedando los contornos de densidad Kernel estimada del 50% entre 20° N y 35° S (figura 16). Sin embargo, los individuos que se reproducen en Cabo Verde (islotes de Raso y Cima) invernán en el Atlántico Central, con el área de densidad Kernel 50% entre los 20° N y 15° S. Esto se debe a que el petrel de Bulwer realiza una migración parcial “sobresaltante” o “en salto de rana”, donde los individuos de las colonias más meridionales migran hacia áreas cercanas a sus colonias de cría en el centro del océano Atlántico, mientras aquellos que crían en las colonias más septentrionales migran hasta el Atlántico Central y Sur, “sobresaltando” estos últimos a los individuos de las colonias más meridionales (Ramos *et al.*, 2015).

ANÁLISIS DEL COMPORTAMIENTO DE ACTIVIDAD EN EL MAR

Si se atiende al tiempo que los petreles de Bulwer pasan en el agua por día y a lo largo del año, se observa que, en general, el porcentaje de tiempo que pasan posados en el agua aumenta a partir de agosto y septiembre, coincidiendo con el momento en el que abandonan las colonias de cría (figura 17). A su vez, dicho porcentaje disminuye a partir de marzo y abril, momento en el que los petreles regresan a las colonias de cría. Los periodos donde la proporción de tiempo en el agua es menor coinciden con las migraciones postnupcial (agosto) y prenupcial (abril; figura 17).

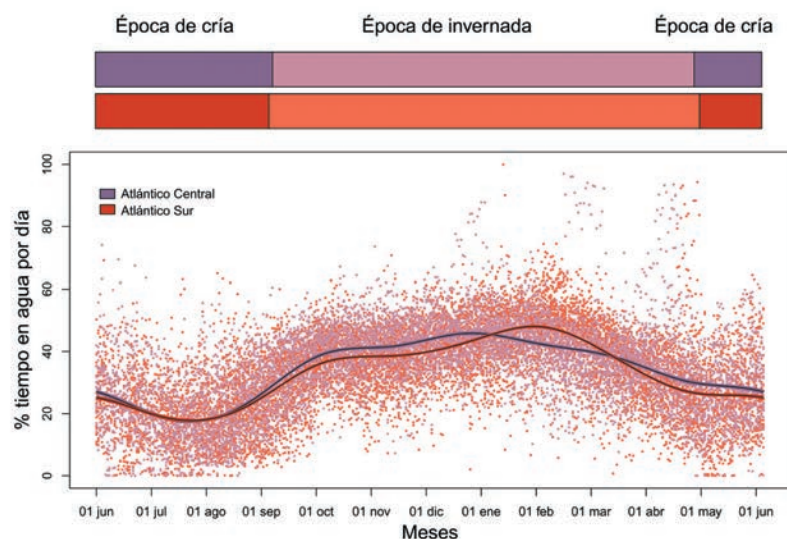
Para las aves que pasan la invernada en el Atlántico Central el máximo de tiempo en el agua por día se alcanza aproximadamente en enero, con casi un 50% del tiempo posados sobre el mar, mientras que para los individuos que invernán en el Atlántico Sur el máximo tiempo de descanso se produce en el mes de febrero (con cerca de un 50% del tiempo en agua; figura 17). Esta diferencia podría deberse a que, a pesar de que ambos grupos de petreles empiezan la migración postnupcial prácticamente al mismo tiempo, los individuos que migran al Atlántico Central alcanzan muy pronto la zona de invernada, pudiendo descansar más a partir de este momento, mientras que aquellos que migran al Atlántico Sur no llegan a la zona principal de invernada hasta diciembre o enero. Estos últimos se ven obligados durante los primeros meses de invernada a dedicar parte del día al desplazamiento migratorio (vuelo) en lugar de reposar en el agua. Este retraso fenológico en la migración también podría ir acompañado de



**Figura 16**  
Distribución de los petreles de Bulwer durante el periodo de invernada, basada en datos de geolocalización de animales reproductores de los islotes de Vila (Azores; n = 15), Montaña Clara (Canarias, n = 105), Raso y Cima (Cabo Verde, n = 18 y n = 20, respectivamente). Se representan los contornos de densidad Kernel estimada. La localización de las colonias de cría se representa con un punto verde.

**Figure 16**  
Bulwer's petrel distribution during the non-breeding season, based on geolocation data, for birds breeding on the islets of Vila (Azores, n = 15), Montaña Clara (Canarias, n = 105), Raso and Cima (Cabo Verde, n = 18 and n = 20, respectively). Contours from Kernel density estimation are shown. The green dots indicate the location of the breeding colonies.

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

**Figura 17**

Porcentaje de tiempo diario en el agua a lo largo del ciclo anual del petrel de Bulwer modelizado con GAMM. Los puntos corresponden a los datos brutos para cada viaje de geolocalización por día, y las líneas negras representan la media diaria de los valores estimados a través del modelo. Las franjas de color representan el intervalo de confianza del 95%. En la parte superior, se representa en cajas la fenología y duración de la época de cría (colores oscuros) y la época de invernada (colores claros). En ambos gráficos, se representan en morado y rojo los valores para las aves que pasan la invernada en el Atlántico Central y Sur, respectivamente.

**Figure 17**

Percentage of daily time on the water over the annual cycle of the Bulwer's petrel modelled with GAMM. Dots correspond to raw data for each geolocator trip and by day, and black lines show the daily mean estimated through the model. Colour shaded areas indicate the 95% confidence interval. On top, boxes show the phenology and duration of the breeding (dark colours) and the non-breeding season (light colours). In both graphics, values are represented in purple and red for the birds that spend the non-breeding season in the Central and the South Atlantic, respectively.

un retraso en la muda de los animales que viajan más al sur, lo que podría explicar un aumento del tiempo de descanso de enero a marzo en comparación con las aves que invernán en el Atlántico Central. Esta relación entre la muda y el tiempo de descanso ha sido descrita para otras especies de aves marinas (Cherel *et al.*, 2016).

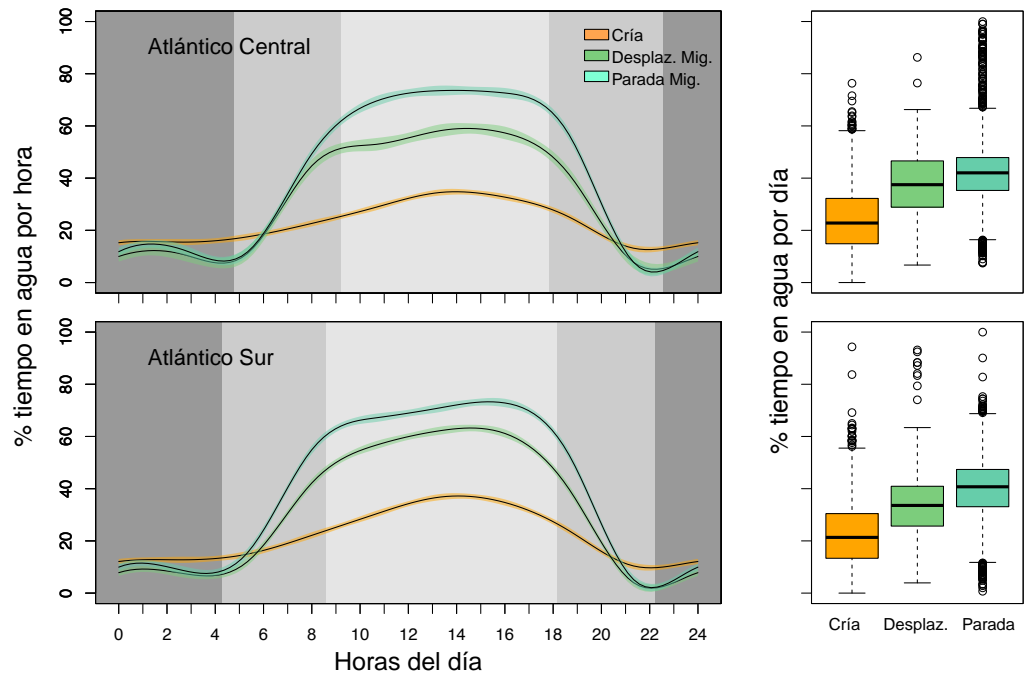
Teniendo en cuenta el porcentaje de tiempo en el agua por hora del día (figura 18), se observa que la diferencia entre el día y la noche es menos acusada durante la época de cría. Esto ocurre tanto para las aves que invernán en el Atlántico Central como en el Atlántico Sur. Esta misma tendencia se observa en los paisajes comportamentales en la zona de cría (figura 19), donde los valores intermedios del índice de vuelo nocturno, en torno al 0 o ligeramente superior, indicarían

un porcentaje de vuelo prácticamente igual entre el día y la noche o ligeramente superior de noche, concordando con lo que se mostraba en los viajes GPS de la figura 8.

Esto podría deberse a que, a pesar de alimentarse de presas que realizan migraciones diarias verticales durante la noche, durante la época de cría los petreles de Bulwer regresan a tierra principalmente de noche para incubar el huevo o alimentar a su prole, evitando así la depredación (Mougeot y Bretagnolle, 2000). Además, para la búsqueda de alimento pueden verse en la necesidad de visitar zonas más productivas (como son las Azores), para superar el sacrificio que suponen las tareas reproductivas. Es posible que, al tener que ir a alimentarse a zonas tan alejadas de la colonia, se vean obligados a desplazarse también durante el día, como ya se describió para otras poblaciones de petrel de Bulwer, donde las aves que visitaban áreas más lejanas presentaban una mayor proporción de vuelo diurno (Dias *et al.*, 2016).

Sin embargo, la diferencia en el porcentaje de tiempo en el agua entre el día y la noche es más acusada durante el desplazamiento y la parada migratoria. En ambos casos, el porcentaje de tiempo en agua por hora es inferior durante la noche, remarcando que los petreles de Bulwer se dedican al vuelo principalmente por la noche (figura 18 izquierda). Esta diferencia es menos acusada en el caso del desplazamiento migratorio, tanto en las aves que pasan la invernada en el Atlántico Central, como en las que invernán en el Atlántico Sur, coincidiendo con lo mostrado en los paisajes comportamentales para la migración de los petreles que invernán en el Atlántico Sur (figura 19), donde encontramos valores que varían entre 0 (misma proporción de vuelo nocturno y diurno) y 1 (vuelo meramente nocturno).

Por último, la diferencia en el porcentaje de tiempo en el agua entre el día y la noche es más acusada durante la parada migratoria (la invernada propiamente dicha, sin incluir la migración), tanto para las aves que invernán en el Atlántico Central como las del Atlántico Sur. Esto se puede observar con los paisajes comportamentales para las zonas de invernada, donde se aprecia una predominancia de vuelo nocturno con valores cercanos a 1 (figura 19). Las diferencias con respecto a la zona de cría pueden deberse a que, durante los periodos de desplazamiento y parada migratoria, los petreles de Bulwer no tienen los mismos requerimientos que cuando deben encargarse de



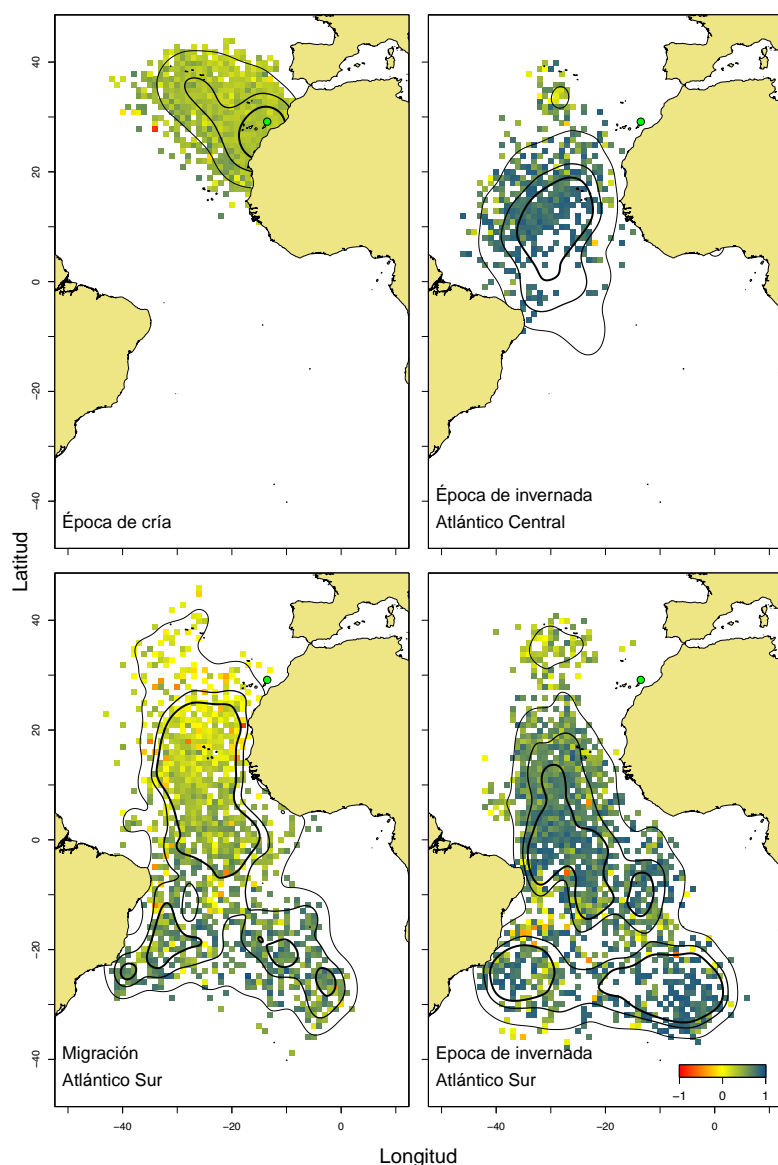
**Figura 18**  
Porcentaje de tiempo que el petrel de Bulwer pasa posado en agua a lo largo de las 24 horas del día (izquierda), teniendo en cuenta un modelo mixto aditivo generalizado. Las líneas negras representan la media diaria de los valores estimados a través del modelo y las franjas de color representan el intervalo de confianza del 95%. El gris oscuro corresponde al periodo de oscuridad, el gris claro a los periodos de amanecer y anochecer, y el gris más claro a las horas de luz. A la derecha se muestra el porcentaje de tiempo diario en agua. En ambos gráficos se representan la cría, desplazamiento migratorio y parada migratoria, en naranja, verde y azul, respectivamente.



Adulto de petrel de Bulwer.  
Bulwer's petrel adult.  
© Nicole Azagury

**Figure 18**  
Percentage of time spent by Bulwer's petrel on the water over the 24 hours of a day (left), throughout a generalized additive mixed model. Black lines show the daily mean estimated through the model and colour shaded areas indicate the 95% confidence interval. Dark grey areas correspond to darkness, light grey areas to sunrise and sunset periods and lightest grey areas to daylight. On the right, boxes show the percentage of daily time on the water. Both graphics show values for the breeding, the migratory and staging periods in orange, green and blue, respectively.

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN



**Figura 19**

Paisajes comportamentales que muestran el índice de vuelo nocturno en la época de cría para todos los petreles de Bulwer seguidos con geolocalizador (arriba izquierda), en la época de invernada de forma independiente para los individuos del Atlántico Central (arriba derecha) y del Atlántico Sur (abajo derecha), y para la migración realizada durante la época de invernada para los individuos del Atlántico Sur (abajo izquierda). Un valor de -1 (en rojo) señala un comportamiento completamente diurno, un valor de 1 (en azul marino) señala un comportamiento completamente nocturno, mientras que un valor de 0 (en amarillo) señala un comportamiento igualmente diurno que nocturno. Los contornos de densidad Kernel estimada del 50%, 75% y 95% han sido representados mediante líneas de más gruesas a más finas, respectivamente. La localización de la colonia de cría en Montaña Clara se representa con un punto verde.

**Figure 19**

Behavioural landscapes that show night flight index (NFI) in the breeding season for all Bulwer's petrel tracked with geolocator (top left), non-breeding season segregated by individuals who winter in the Central (top right) or South Atlantic (bottom right), and for the migration carry out during the non-breeding season from South Atlantic individuals (bottom left). NFI values of -1 (in red) show a behaviour completely diurnal, values of 1 (in navy blue) completely nocturnal, and values of 0 (in yellow) show a behaviour equally diurnal than nocturnal. The 50%, 75% and 95% contours from Kernel density estimation are represented with lines from the widest to the narrowest. The green dot indicates the location of the study colony on Montaña Clara.

las tareas reproductivas, pudiendo centrar el esfuerzo de búsqueda de alimento durante la noche. Este comportamiento, que ya ha sido descrito para otros predadores de presas mesopelágicas (Regular *et al.*, 2010; Dias *et al.*, 2012b), permite al petrel de Bulwer capturar presas que realizan migraciones diarias verticales, y a las que muy pocos depredadores pueden optar.

La lejanía de las zonas de alimentación durante la época de cría y el tiempo necesario para atender a las tareas reproductivas, podrían ser responsables de que el tiempo diario dedicado a reposar sobre el agua sea menor durante la época de cría que durante el desplazamiento y la

parada migratoria (figura 18 derecha). Los mayores porcentajes de tiempo en agua se encuentran durante la parada migratoria, momento en el que las aves pueden reposar en el agua sin necesidad de volar para desplazarse. Además, éste sería el momento que los petreles de Bulwer aprovecharían para realizar la mayor parte de la muda (Cruz-Flores *et al.*, 2018), como ocurre en otras especies de aves marinas (Cherel *et al.*, 2016).

Por último, el porcentaje de tiempo que los petreles de Bulwer pasan volando durante la noche no está influenciado por las fases de la luna. Dicha relación ha sido descrita en otros petreles que crían e invernán en la Macaronesia (Ramos *et al.*, 2016), e incluso para el petrel de Bulwer en otra localidad durante la incubación, aunque con un efecto reducido (Dias *et al.*, 2016). Sin embargo, en Montaña Clara, la relación entre el tiempo de vuelo y las fases de la luna resultó nula tanto para la época de cría como para la de invernada (incluyendo aquí todo el periodo desde que los petreles salen de la zona de cría hasta que vuelven a ella; figura 20).



**Figura 20**

Porcentaje de tiempo nocturno pasado en agua por hora en función de la fase lunar (siendo 0 luna nueva y 100 luna llena), para la época de invernada (periodo entre el inicio de la migración postnupcial y la llegada a la colonia; azul) y la época de cría (naranja).

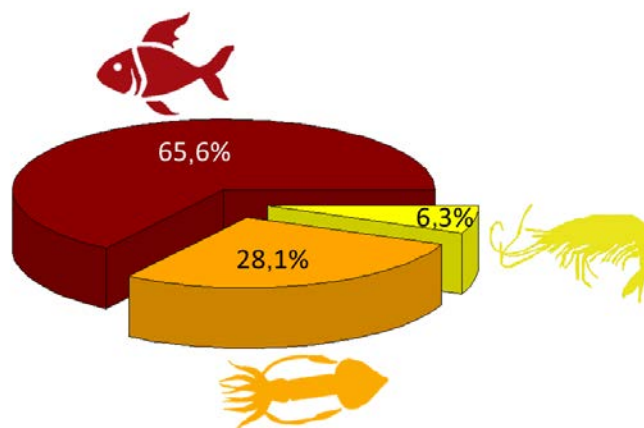
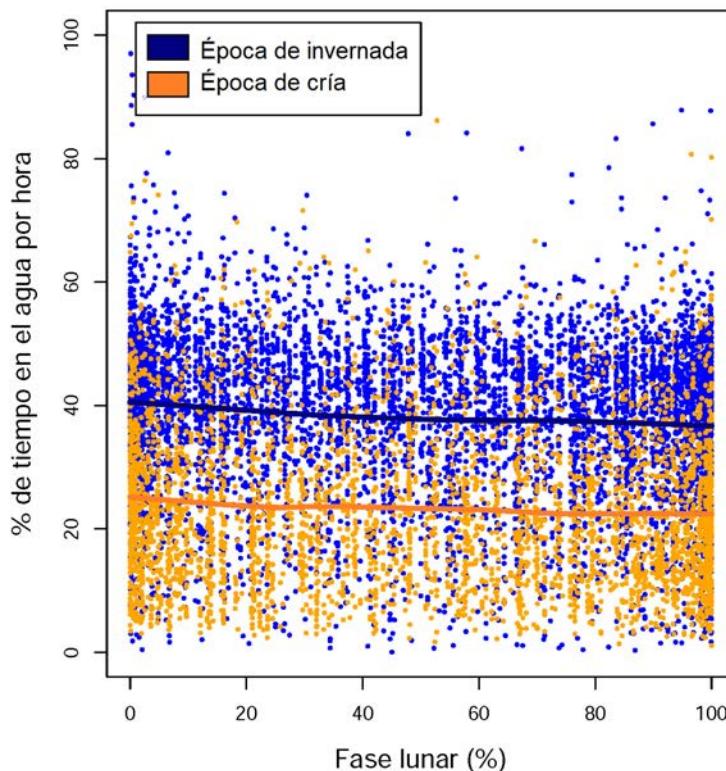
**Figure 20**

Percentage of nocturnal time Bulwer's petrels spent on the water by hour and according to the moon phase (being 0 new moon and 100 full moon), during the non-breeding season (period between the beginning of the postnupcial migration and the arrival to the colony; in blue) and the breeding season (in orange).

## ESTUDIO DE LA DIETA DURANTE EL PERIODO REPRODUCTIVO

El estudio convencional de la dieta del petrel de Bulwer permitió determinar que, en el caso de los individuos reproductores, los peces mesopelágicos (los que habitan entre 200 y 1.000 m de profundidad), como los Mictófidos y Sternoptíquidos, y los cefalópodos, son las presas preferentes para la alimentación de los pollos. La mayoría de estas presas, engloban especies que realizan migraciones diarias verticales hasta la superficie para alimentarse, estimuladas por la luz de la luna, y quedando por tanto expuestas a depredadores nocturnos como el petrel de Bulwer.

En 45 regurgitados recogidos durante tres años ( $n = 16$  en 2015;  $n = 12$  en 2016 y  $n = 17$  en 2017), los peces representaron la principal fuente de alimentación del petrel de Bulwer, con un 65,6% del total de presas identificadas (figura 21). Esto podría deberse a que los peces mesopelágicos, como algunas especies de Mictófidos, presentan (en proporciones variables) valores proteicos y lipídicos elevados (Fernández *et al.*, 2014). Por otro lado, los cefalópodos representaron un 28,1% del total de presas, es decir, más de una cuarta parte de las capturas de los adultos, por lo que constituyeron una de sus fuentes de alimentación principales. Los cefalópodos contienen elevados porcentajes de proteínas (Lee, 1995), además de lípidos procedentes de su glándula digestiva (Connan *et al.*, 2007). Finalmente, la captura de crustáceos fue poco relevante en comparación al resto de presas, suponiendo solamente un 6,3% del total de presas capturadas. Sin embargo, este número podría estar subestimado en un estudio convencional de la dieta como el presente, debido a una posible rápida digestión.



**Figura 21**

Porcentaje de frecuencia respecto al total de presas obtenidas a partir de los regurgitados de adultos reproductores de petrel de Bulwer durante los años 2015, 2016 y 2017. Se representan peces, cefalópodos y crustáceos en rojo, naranja y amarillo, respectivamente.

**Figure 21**

Total percentage of prey frequency obtained from regurgitates of Bulwer's petrel breeders during 2015, 2016 and 2017. Fish, cephalopods and crustaceans are shown in red, orange and yellow, respectively.



## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Grupo	Familia	Género	% de frecuencia (nº de ejemplares)		
			2015	2016	2017
Cefalópodos (total)			61,5% (n = 8)	25,0 % (n = 6)	14,8% (n = 4)
Crustáceos (total)			0,0% (n = 0)	8,3% (n = 2)	7,4% (n = 2)
Peces	Sternoptíquidos	<i>Sternoptyx</i> sp.		(n = 4)	(n = 1)
	Mictófididos	<i>Hygophum</i> sp. y <i>Diaphus</i> sp.		(n = 2)	(n = 4)
	Centriscidos	<i>Macroramphosus</i> sp.			(n = 3)
	Peces epipelágicos			(n = 1)	
	Peces sin identificar		(n = 5)	(n = 9)	(n = 13)
	Peces (total)		38,5% (n = 5)	66,7% (n = 16)	77,8% (n = 21)

Tabla 4

Dieta de la población española del petrel de Bulwer. Se indican los porcentajes de frecuencia anuales y total de presas obtenidas de diferentes grupos taxonómicos, a partir de los regurgitados de adultos reproductores en tres años consecutivos (2015, 2016 y 2017).

Table 4

Diet of the Spanish population of Bulwer's petrel. Annual frequency percentages and total prey obtained for different taxonomic groups, from spontaneous regurgitates of breeding birds in three consecutive years (2015, 2016 and 2017), are shown.



Comparación del fragmento de la parte caudal de un ejemplar obtenido en el contenido estomacal de un petrel de Bulwer reproductor (arriba; © Mariona Sardà), con el patrón de fotóforos completo de un ejemplar de *Hygophum benoiti* (abajo; obtenida de <http://www.colapisci.it>).

Comparison between the caudal part of a specimen obtained from a regurgitate of Bulwer's petrel breeder (top; © Mariona Sardà) and a specimen of *Hygophum benoiti* with an entire photophores pattern (bottom; obtained from <http://www.colapisci.it>).

La dieta del petrel de Bulwer varió según los años. En 2015, los cefalópodos fueron las presas más seleccionadas por los adultos para la alimentación del pollo (61,5% de las presas totales de ese año; tabla 4), por delante de los peces (38,5%). Por lo contrario, en los dos años siguientes los peces fueron las presas preferidas en la misma época (66,7% en 2016 y 77,8% en 2017), con muy escasa frecuencia de cefalópodos (25,0% y 14,8%; tabla 4). La frecuencia de crustáceos en los regurgitados fue muy escasa en los tres años, obteniendo sólo ejemplares probablemente de origen zoopláctónico en los años 2016 y 2017, los cuales representaron el 8,3% y 7,4% de la dieta, respectivamente.

Algunos de los peces obtenidos se pudieron identificar como especies mesopelágicas, como los pertenecientes a la familia de los Mictófididos. Además de estos, se llegaron a identificar ejemplares de otras familias como los Sternoptíquidos, los Centriscidos y algún pez de distribución presumiblemente epipelágica (tabla 4).

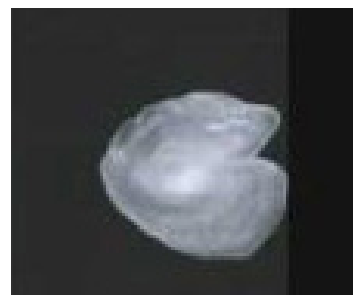
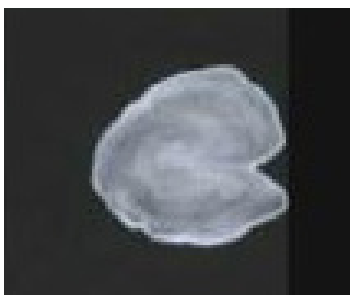
Dentro de la familia de los Mictófididos, la mayoría de los ejemplares encontrados pertenecía al género *Diaphus* sp. Además, se determinó de forma probable algún pequeño ejemplar de *Hygophum benoiti*, a través del patrón de los fotóforos y los otolitos. Igualmente, se determinó la especie *Sternoptyx diaphana* de la familia de los Sternoptíquidos, a través de la similitud entre los otolitos encontrados en el regurgitado y los otolitos de esta especie, y gracias a la peculiar morfología de la espina, que presenta las primeras espinas de la zona caudal más cortas que las contiguas, siendo estas últimas prácticamente iguales entre ellas. Finalmente se identificaron, a partir de su morfología, ejemplares de trompetero (*Macroramphosus scolopax*), de la familia de los Centriscidos.

Algunos de los ejemplares de crustáceos obtenidos en el año 2016, debido a su morfología,

tamaño y características fisiológicas, apuntaban ser isópodos ectoparásitos, posiblemente consumidos de forma secundaria junto con otras presas. No obstante, en el año 2017 se obtuvieron ejemplares con tamaños de más de 2 cm, lo que podría indicar que fueron presas capturadas por adultos de petrel de Bulwer.

Recientes estudios basados en los perfiles genéticos de contenidos estomacales de petrel de Bulwer de las cercanas islas Salvajes (Waap *et al.*, 2017), coinciden en señalar las mismas presas que las encontradas en los regurgitados de los ejemplares de Montaña Clara. En este estudio, destacaban los Mictofiiformes y Estomiiformes como las presas más representadas en la dieta del petrel de Bulwer.

Aun así, el estado deteriorado en el que se obtienen las presas de los contenidos estomacales que han sido analizados impide determinar la mayoría de las presas a nivel de especie, por lo que sería necesario un análisis genético para confirmar con exactitud los resultados y obtener una reconstrucción de la dieta más completa e informativa.



Comparación del otolito encontrado en un regurgitado de petrel de Bulwer (arriba; © Mariona Sardà), con el otolito de *Hygophum benoiti* (abajo; obtenida de Campana, 2004).

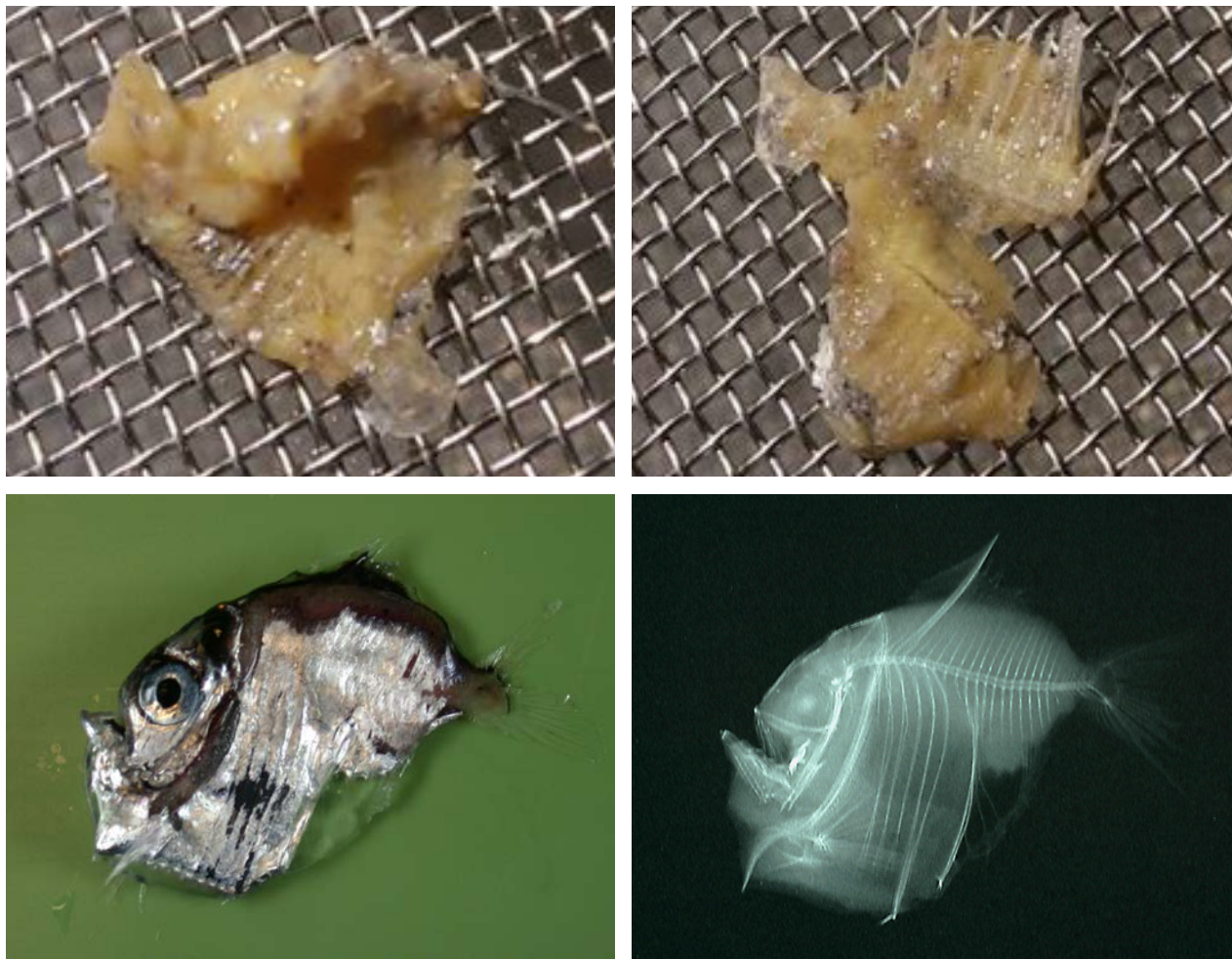
Comparison between the otolith found in a regurgitate of Bulwer's petrel (top; © Mariona Sardà), with the otoliths of *Hygophum benoiti* (bottom; obtained from Campana, 2004).

Crustáceos obtenidos de regurgitados espontáneos de adultos reproductores de petrel de Bulwer: posiblemente parasitando una de las presas ingeridas en 2016 (arriba izquierda y derecha; © Mariona Sardà); seguramente un anfípodo de origen zooplanctónico (abajo izquierda; © Mariona Sardà); y ejemplar de gran tamaño procedente de un regurgitado recogido en el año 2017 que podría indicar que fue capturado de forma intencionada (abajo derecha; © Daniel Bragg).

Crustaceans obtained from regurgitates of Bulwer's petrel breeders: possibly parasitizing other prey ingested in 2016 (top left and right; © Mariona Sardà); probably a zooplanktonic amphipod (bottom left; © Mariona Sardà); and crustacean which big size may indicate it was captured on purpose (bottom right; © Daniel Bragg).



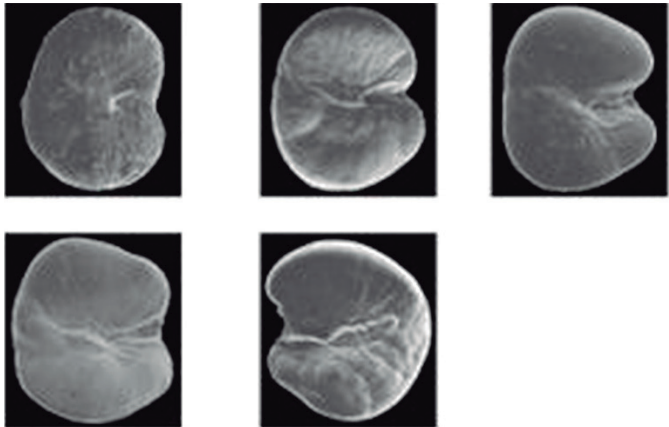
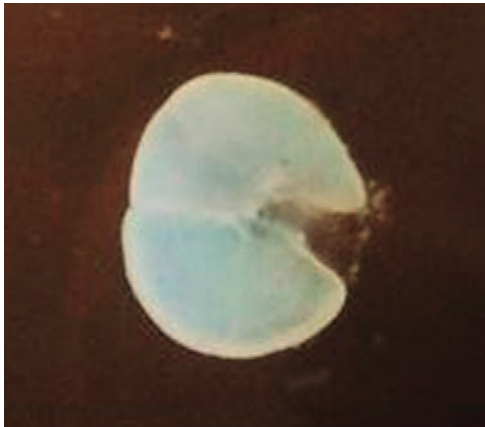
## RESULTADOS Y DISCUSIÓN



Comparación entre las espinas procedentes de contenidos estomacales de adultos reproductores (arriba izquierda y derecha; © Mariona Sardà), con la morfología (abajo izquierda) y las espinas (abajo derecha) de *Sternoptyx diaphana* (obtenidas de <http://www.fishbiosystem.ru/>).

Comparison between the spines from adult regurgitates (top left and right; © Mariona Sardà), with the morphology (bottom left) and bones (bottom right) of *Sternoptyx diaphana* (obtained from <http://www.fishbiosystem.ru/>).





Comparación entre el otolito obtenido en uno de los regurgitados de adulto reproductor (izquierda; © Mariona Sardà) con los otolitos de *Sternoptyx diaphana* de distintos tamaños (derecha; obtenidas de Froese y Pauly, 2018).

Comparison between the otolith obtained from regurgitates (left; © Mariona Sardà), with otoliths of *Sternoptyx diaphana* of different sizes (right; obtained from Froese & Pauly, 2018).



Presa obtenida en un regurgitado de adulto reproductor (arriba; © Mariona Sardà) y comparación con ejemplares de trompetero *Macroramphosus scolopax* (abajo; obtenida de Froese y Pauly, 2018).

Prey obtained from a regurgitate (top; © Mariona Sardà), and comparison between specimens of long spine snipefish *Macroramphosus scolopax* (bottom; obtained from Froese & Pauly, 2018).





Los petreles de Bulwer recorren miles de kilómetros sobre el mar en busca de alimento.  
© Javier Gómez





## 05

## RETOS DE FUTURO

La presente publicación recoge por primera vez amplia información sobre diversos aspectos de la ecología del movimiento de una pequeña especie de ave marina, el petrel de Bulwer, de tan solo entre 82 y 132 g de peso. Los datos presentados incluyen tanto viajes de alimentación, mediante el uso de GPS, como viajes migratorios, mediante el uso de geolocalizadores, así como otros aspectos de su ecología, como su actividad en el mar o su dieta. Aunque los datos se restringen a los individuos que crían en el pequeño islote de Montaña Clara (Lanzarote), gran parte de los resultados aquí obtenidos sobre su comportamiento y dieta son generalizables a otras colonias. Por tanto, la información recogida ofrece la oportunidad de mejorar las estrategias de conservación de la especie en el medio marino, en particular a través de la identificación y definición de sus áreas más importantes de alimentación a lo largo de todo el año.

Aunque en los últimos años los avances tecnológicos en el seguimiento remoto del movimiento han permitido un enorme salto en el conocimiento de los viajes de alimentación y migratorios de las aves (López-López, 2016), es fundamental que continúen los avances, en particular para el estudio de los movimientos a lo largo de todo el año. Sin ir más lejos, los GPS utilizados para el seguimiento de los movimientos del petrel de Bulwer incluidos en la presente publicación se desarrollaron por primera vez hace tan sólo 3 o 4 años. Por otra parte, en poco más de una década, los geolocalizadores han permitido conocer los movimientos migratorios de buena parte de las aves marinas, prácticamente desconocidos hasta inicios del presente siglo. Sin embargo, su elevado error de precisión, de unos 200 km en promedio (Phillips *et al.*, 2004), y su baja frecuencia de posicionamiento (2 posiciones al día), impide el estudio de los movimientos a fina escala. En este



Trabajo de campo en la colonia de petrel de Bulwer.

Field work in the Bulwer's petrel colony.

© Carlos Soria

## RETOS DE FUTURO



### Petreles de Bulwer en la colonia.

Bulwer's petrel in the colony.

© Carlos Soria

sentido, el desarrollo de los sistemas de seguimiento GPS en combinación con otros sistemas de emisión de datos, como podría ser el caso del proyecto ICARUS (*International Cooperation for Animal Research Using Space*; todavía en fase de pruebas), permitirán realizar estudios a escalas más finas en un futuro no muy lejano.

Sin embargo, a pesar de que nuestro conocimiento sobre el petrel de Bulwer es, hoy en día, mucho mayor que hace tan solo unos pocos años, hay un sinfín de cuestiones ligadas a su ecología y conservación en las que es necesario profundizar. Son particularmente preocupantes las amenazas de origen antrópico, como la introducción de especies invasoras. Ratas y gatos han reducido las poblaciones de petrel de Bulwer en Canarias a niveles prácticamente testimoniales en todas las islas habitadas. Así mismo, el riesgo de introducción de algunas de estas especies

invasoras en los islotes todavía libres de ellos, como es el caso de Montaña Clara, es permanente y preocupante, y por tanto se deben seguir tomando las medidas oportunas para evitarlo.

Por otra parte, es bien conocido que el petrel de Bulwer se ve afectado por la contaminación lumínica (Rodríguez *et al.*, 2017). Si bien esto no afectaría a los adultos, ya que tal y como se muestra en la presente monografía son de hábitos esencialmente oceánicos a lo largo de todo el año, sí podría afectar a los jóvenes, en particular en su primer vuelo al mar. Cada año, numerosos jóvenes volantones de petrel de Bulwer son recogidos en diferentes islas de Canarias por este motivo (Rodríguez y Rodríguez, 2009).

Aunque todavía no se han documentado casos de afección de petreles de Bulwer por ingesta de plásticos, la contaminación del medio marino por



Adulto de petrel de Bulwer marcado con un geolocalizador y encontrado depredado en la colonia de cría de Montaña Clara.

Bulwer's petrel adult tagged with a geolocator, and found depredated in the breeding colony on Montaña Clara.

© Raül Ramos

este tipo de desechos es, hoy en día, imparable. Con el tiempo los plásticos se fragmentan en micro- y nanoplásticos y entran en las redes tróficas marinas. Su posible afectación sobre los niveles tróficos superiores, como el caso del petrel de Bulwer, está por dilucidar, pero es importante empezar a pensar en posibles especies centinela como este petrel para poder entender este tipo de impactos.

Para conocer el alcance de las distintas amenazas, es fundamental poder valorar su impacto sobre la dinámica demográfica de las poblaciones de petrel de Bulwer. Para ello se necesitan estudios detallados y a largo plazo de captura, marcaje y recaptura en diversas colonias, que permitan entender la evolución demográfica por sexos, edades, estados reproductores, etc., y en última instancia, la viabilidad poblacional.

Debido al tamaño y peso de los primeros instrumentos de seguimiento remoto, los estudios más tempranos sobre los movimientos de las aves marinas se llevaron a cabo en aves gran porte,

como los albatros, y en el caso del Atlántico en las diversas especies de pardela. Prácticamente todas las especies de pardela presentan hábitos fundamentalmente neríticos, asociadas a los grandes afloramientos y zonas productivas del Atlántico, normalmente asociados a las plataformas continentales. No ha sido hasta esta última década que empezaron a surgir instrumentos de seguimiento remoto del movimiento que permitieron los primeros estudios sobre especies de pequeño porte, como el petrel de Bulwer. Estos estudios, como los presentados en la presente publicación, han revelado la existencia de aves marinas de hábitos casi exclusivamente oceánicos, siempre alejadas de las zonas más productivas. Dichos hábitos nos brindan la oportunidad de poder estudiar los cambios y las amenazas que se producen en el medio oceánico a través de una especie como el petrel de Bulwer. Los ambientes oceánicos son poco conocidos y en este sentido dicha oportunidad debería ser aprovechada como una forma de monitorizar el estado salud de los océanos frente a los cambios que se están produciendo en los mismos.





Geolocalizar colocado  
en la pata de un petrel  
de Bulwer.  
© Raúl Ramos



## 08

## BIBLIOGRAFÍA

- Arcos, J. M.; Bécarea, J.; Rodríguez, B. y Ruiz, A. 2009. *Áreas importantes para la conservación de las aves marinas en España*. SEO/BirdLife. Madrid.
- Austin, D.; McMillan, J. I. y Bowen, W. D. 2003. A three-stage algorithm for filtering erroneous Argos satellite locations. *Marine Mammal Science*, 19: 371-383.
- Baillie, S.; Bairlein, F.; Clark, J.; du Feu, C.; Fiedler, W.; Fransson, T.; Hegelbach, J.; Juillard, R.; Karcza, Z.; Keller, L. F.; Kestenholz, M.; Schaub, M. y Spina, F. 2007. *Bird ringing for science and conservation*. EURING. Norfolk.
- Barone, R. y Trujillo, D. 2007. Petrel de Bulwer *Bulweria Bulwerii*. En, Lorenzo, J. A. (Ed.): *Atlas de las aves nidificantes en el archipiélago canario (1997-2003)*, pp. 97-102. Dirección General de Conservación de la Naturaleza y SEO/BirdLife. Madrid.
- Barrett, R. T.; Camphuysen, K. C. J.; Anker-Nilssen, T.; Chardine, J. W.; Furness, R. W.; Garthe, S.; Hüppop, O.; Leopold, M. F.; Montevecchi, W. A. y Veit, R. R. 2007. Diet studies of seabirds: a review and recommendations. *ICES Journal of Marine Science*, 64: 1675-1691. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsm152>
- Bates, D.; Mächler, M.; Bolker, B. y Walker, S. 2014. *Fitting Linear Mixed-Effects Models using lme4*. Cornell University. <http://arxiv.org/abs/1406.5823>.
- BirdLife International. 2010. *Marine Important Bird Areas toolkit: standardized techniques for identifying priority sites for the conservation of seabirds at sea. Version 1.2: February 2011*. BirdLife International. Cambridge.
- BirdLife International. 2016. *IUCN Red List for birds*. BirdLife International. [www.birdlife.org](http://www.birdlife.org) [consulta: 28-3-2019].
- Brooke, M. 2004. *Albatrosses and petrels across the world*. Oxford University Press. Oxford.
- Bugge, J.; Barrett, R. T. y Pedersen, T. 2011. Optimal foraging in chick-raising Common Guillemots (*Uria aalge*). *Journal of Ornithology*, 152: 253-259. <https://doi.org/10.1007/s10336-010-0578-9>
- Calenge, C. 2011. *Home range estimation in R: the adehabitatHR Package*. R Vignette. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2006.01186.x>
- Campana, S. E. 2004. *Photographic atlas of fish otoliths of the Northwest Atlantic Ocean*. NRC Research Press. National Research Council of Canada. Ottawa.
- Catul, V.; Gauns, M. y Karuppasamy, P. K. 2011. A review on mesopelagic fishes belonging to family Myctophidae. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 21: 339-354. <https://doi.org/10.1007/s11160-010-9176-4>
- Cherel, Y.; Quillfeldt, P.; Delord, K. y Weimerskirch, H. 2016. Combination of at-sea activity, geolocation and feather stable isotopes documents where and when seabirds molt. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 4: 3. <https://doi.org/10.3389/fevo.2016.00003>
- Concepción, D. 1992. *Avifauna del Parque Nacional de Timanfaya. Censo y análisis*. Red de Parques Nacionales. ICONA. Madrid.
- Connan, M.; Cherel, Y. y Mayzaud, P. 2007. Lipids from stomach oil of Procellariiform seabirds document the importance of myctophid fish in the Southern Ocean. *Limnology and Oceanography*, 52: 2445-2455. <https://doi.org/10.4319/lo.2007.52.6.2445>
- Critchley, E. J.; Grecian, W. J.; Kane, A.; Jessopp, M. J. y Quinn, J. L. 2018. Marine protected areas show low overlap with projected distributions of seabird populations in Britain and Ireland. *Biological Conservation*, 224: 309-317. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.06.007>
- Cruz-Flores, M. y Soria, C. 2017. Pollos de petrel de Bulwer devorados por musarañas canarias. *Quercus*, 371: 46.
- Cruz-Flores, M.; Militão, T.; Ramos, R. y González-Solís, J. 2018. Using marine isoscapes to infer movements of oceanic migrants: the case of Bulwer's Petrel, *Bulweria bulwerii*, in the Atlantic Ocean. *PLoS ONE*, 13: e0198667. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0198667>
- Dänhardt, A.; Freseman, T. y Becker, P. H. 2011. To eat or to feed? Prey utilization of Common Terns *Sterna hirundo* in the Wadden



## BIBLIOGRAFÍA

- Sea. *Journal of Ornithology*, 152: 347-357. <https://doi.org/10.1007/s10336-010-0590-0>
- Dias, M. P.; Granadeiro, J. P. y Catry, P. 2012a. Working the day or the night shift? Foraging schedules of Cory's Shearwaters vary according to marine habitat. *Marine Ecology Progress Series*, 467: 245-252. <https://doi.org/10.3354/meps09966>
- Dias, M. P.; Granadeiro, J. P. y Catry, P. 2012b. Do seabirds differ from other migrants in their travel arrangements? On route strategies of Cory's Shearwater during its trans-equatorial journey. *PLoS ONE*, 7: e49376. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0049376>
- Dias, M. P.; Romero, J.; Granadeiro, J. P.; Catry, T.; Pollet, I. L. y Catry, P. 2016. Distribution and at-sea activity of a nocturnal seabird, the Bulwer's Petrel *Bulweria bulwerii*, during the incubation period. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 113: 49-56. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2016.03.006>
- Durant, J. M.; Hjermann, D. Ø.; Frederiksen, M.; Charrassin, J. B.; Le Maho, Y.; Sabarros, P. S.; Crawford, R. J. M. y Stenseth, N. C. 2009. Pros and cons of using seabirds as ecological indicators. *Climate Research*, 39: 115-129. <https://doi.org/10.3354/cr00798>
- Fernández, T. J.; Pradeep, K.; Anandan, R.; Zynudheen, A. A. y Sankar, T. V. 2014. Comparison of nutritional characteristics of myctophid fishes (*Diaphus effulgens* and *D. hudsoni*) with common Indian food fishes. *Fishery Technology*, 51: 173-178.
- Flood, B. y Fisher, A. 2011. *Multimedia identification guide to North Atlantic seabirds: Storm-petrels & Bulwer's Petrel*. Pelagic Birds and Birding Multimedia Identification Guides. Scilly Pelagics.
- Froese, R. y Pauly, D. P. (Eds.) 2018. *FishBase*. <http://www.fishbase.org> [consulta: 15-2-2019].
- Furness, R. W.; Building, G. K. y Tasker, M. L. 1999. *Diets of seabirds and consequences of changes in food supply*. ICES Cooperative Research Report n.º 232. ICES. Copenhagen.
- Gabinete de Estudios Ambientales. 2018. *Informe sobre la población de gatos de la isla de La Graciosa*. Grupo Tragsa y Organismo Autónomo Parques Nacionales. Madrid.
- Gil-Velasco, M. 2018. *Proyecto piloto de monitorización de aves marinas en Canarias en el marco de MISTIC SEAS II. Informe parcial 3º*. Dirección General de Protección de la Naturaleza. Consejería de Política Territorial, Sostenibilidad y Seguridad. Gobierno de Canarias.
- Halpern, B. S.; Frazier, M.; Potapenko, J.; Casey, K. S.; Koenig, K.; Longo, C.; Lowndes, J. S.; Rockwood, R. C.; Selig, E. R.; Selkoe, K. A. y Walbridge, S. 2015. Spatial and temporal changes in cumulative human impacts on the World's ocean. *Nature Communications*, 6: 7615. <https://doi.org/10.1038/ncomms8615>
- Hernández, E.; Martín, A.; Nogales, M.; Quilis, V.; Delgado, G. y Trujillo, O. 1990. Distribution and status of Bulwer's Petrel (*Bulweria bulwerii*, Jardine & Selby, 1828) in the Canary Islands. *Boletim do Museu Municipal do Funchal*, 42: 5-16.
- Hyndman, R.; Athanasopoulos, G.; Bergmeir, C.; Caceres, G.; Chhay, L.; O'Hara-Wild, M.; Petropoulos, F.; Razbash, S.; Wang, E. y Yasmeen, F. 2019. *Forecast: Forecasting functions for time series and linear models*. <http://pkg.robjhyndman.com/forecast>
- Infante, O.; Fuente, U. y Atienza, J. C. 2011. *Las áreas importantes para la conservación de las aves en España*. SEO/BirdLife. Madrid.
- Jereb, P. y Roper, C. F. E. 2005. *Cephalopods of the World. Volume 1. Chambered Nautiluses and Sepioids (Nautilidae, Sepiidae, Sepiolidae, Sepiadariidae, Idiosepiidae and Spirulidae)*. FAO Species Catalogue for Fishery Purposes n.º 4, vol. 1. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Roma. <https://doi.org/10.1097/HRP.0000000000000028>
- Kozlov, A. N. 1995. A review of the trophic role of mesopelagic fish of the family Myctophidae in the Southern Ocean ecosystem. *CCAMLR Science*, 2: 71-77.
- Kuznetsova, A.; Brockhoff, P. B. y Christensen, R. H. B. 2017. lmerTest Package: Tests in Linear Mixed Effects Models. *Journal of Statistical Software*, 82: 10.18637/jss.v082.i13. <https://doi.org/10.18637/jss.v082.i13>
- Lee, P. G. 1995. Nutrition of cephalopods: Fueling the system. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, 25: 35-51.
- Lescroël, A.; Mathevet, R.; Péron, C.; Authier, M.; Provost, P.; Takahashi, A. y Grémillet, D. 2016. Seeing the ocean through the eyes of seabirds: A new path for marine conservation? *Marine Policy*, 68: 212-220. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2016.02.015>
- López-López, P. 2016. Individual-based tracking systems in Ornithology: welcome to the era of big data. *Ardeola*, 63: 103-136. <https://doi.org/10.13157/arla.63.1.2016.rp5>
- Lorenzo, J. A. y Ginoves, J. 2007. *Mortalidad de aves en los tendidos eléctricos de los ambientes esteparios de Lanzarote y Fuerteventura, con especial referencia a la avutarda hubara*. SEO/BirdLife. La Laguna.

- Lovegrove, R. 1971. B.O.U. supported expedition to northeast Canary Islands. July-August 1970. *Ibis*, 113: 269-272. <https://doi.org/10.1111/ibi.12491>
- Madroño, A.; González, C. y Atienza, J. C. (Eds.). 2004. *Libro rojo de las aves de España*. Dirección General para la Biodiversidad y SEO/BirdLife. Madrid.
- Martín, A. y Lorenzo, J. A. 2001. *Aves del archipiélago canario*. Francisco Lemus Editor. La Laguna.
- Martín, A. y Nogales, M. 1993. Ornithological importance of the island of Alegranza (Canary Islands). *Boletim do Museu Municipal do Funchal*, 2: 167-179.
- Martín, A.; Nogales, M.; Alonso, J.; Rodríguez, B.; De León, L.; Izquierdo, C.; Martín, M. C.; Marrero, P.; Puerta, M.; Cazorla, J.; Rodríguez, B.; López, M.; Martínez, J. M.; Pérez, D.; Ginovés, J. y González, E. 2002. *Restauración de los islotes y del Risco de Famara (Lanzarote)*. Informe inédito. Departamento de Biología Animal (Zoología). Universidad de La Laguna. La Laguna.
- McConnell, B. J.; Chambers, C. y Fedak, M. A. 1992. Foraging ecology of southern elephant seals in relation to the bathymetry and productivity of the Southern Ocean. *Antarctic Science*, 4: 393-398. <https://doi.org/10.1017/S095410209200058>
- Merkel, B.; Phillips, R. A.; Descamps, S.; Yoccoz, N. G.; Moe, B. y Strøm, H. 2016. A probabilistic algorithm to process geolocation data. *Movement Ecology*, 4: 26. <https://doi.org/10.1186/s40462-016-0091-8>
- Monti, F.; Grémillet, D.; Sforzi, A.; Dominici, J. M.; Triay, R.; Muñoz, A.; Fusani, L.; Klaassen, R. H. G.; Alerstam, T. y Duriez, O. 2018. Migration distance affects stopover use but not travel speed: contrasting patterns between long- and short-distance migrating ospreys. *Journal of Avian Biology*, 49: e01839. <https://doi.org/10.1111/jav.01839>
- Mougeot, F. y Bretagnolle, V. 2000. Predation risk and moonlight avoidance in nocturnal seabirds. *Journal of Avian Biology*, 31: 376-386.
- Mougin, J. L. y Mougin, M. C. 2000. Maximum diving depths for feeding attained by Bulwer's Petrels (*Bulweria bulwerii*) during the incubation period. *Journal of Zoology*, 250: 75-77.
- Navarro, J.; Oro, D.; Bertolero, A.; Genovart, M.; Delgado, A. y Forero, M. G. 2010. Age and sexual differences in the exploitation of two anthropogenic food resources for an opportunistic seabird. *Marine Biology*, 157: 2453-2459. <https://doi.org/10.1007/s00227-010-1509-2>
- Neves, V. C.; Nolf, D. y Clarke, M. R. 2011. Diet of Bulwer's Petrel (*Bulweria bulwerii*) in the Azores, NE Atlantic. *Waterbirds*, 34: 357-362. <https://doi.org/10.1675/063.034.0310>
- Oro, D. y Martínez-Abraín, A. 2004. Ecology and behaviour of seabirds. En: Duarte C. M. (Ed.): *Marine ecology. The Encyclopaedia of Life Support Systems (EOLSS)*. UNESCO. EOLSS Publishers. Oxford. <http://www.eolss.net>
- Phillips, R. A.; Lewis, S.; González-Solís, J. y Daunt, 2017. Causes and consequences of individual variability and specialization in foraging and migration strategies of seabirds. *Marine Ecology Progress Series*, 578: 117-150. <https://doi.org/10.3354/meps12217>
- Phillips, R. A.; Silk, J. R. D.; Croxall, J. P.; Afanasyev, V. y Briggs, D. R. 2004. Accuracy of geolocation estimates for flying seabirds. *Marine Ecology Progress Series*, 266: 265-272. <https://doi.org/10.3354/meps266265>
- Pinto, M.; Catry, T.; Pedro, P. I.; Gatt, M. C. y Dias, M. P. 2016. Brood-guarding behaviour in Bulwer's Petrel (*Bulweria bulwerii*) at two East Atlantic colonies. *Bird Study*, 63: 148-151. <https://doi.org/10.1080/00063657.2015.1136262>
- R Development Core Team. 2018. *R: A language and environment for statistical computing*. [www.r-project.org/](http://www.r-project.org/)
- Ramos, J. J. 1999. *Medidas de actuación para la conservación de las poblaciones de águila pescadora y aves marinas en el Parque Rural de Teno (Tenerife)*. Informe inédito. SEO/BirdLife. La Laguna.
- Ramos, J. J. y Trujillo, D. 2004. Petrel de Bulwer *Bulweria bulwerii*. En: Madroño, A.; González, C. y Atienza, J. C. (Eds.): *Libro rojo de las aves de España*, pp. 82-83. Dirección General para la Conservación de la Biodiversidad y SEO/BirdLife. Madrid.
- Ramos, R.; Carlile, N.; Madeiros, J.; Ramírez, I.; Paiva, V. H.; Dinis, H. A.; Zino F.; Biscoito, M.; Leal, G. R.; Bugoni, L.; Jodice, P. G. R.; Ryan, P. G. y González-Solís, J. 2017. It is the time for oceanic seabirds: tracking year-round distribution of gadfly petrels across the Atlantic Ocean. *Diversity and Distributions*, 23: 794-805. <https://doi.org/10.1111/ddi.12569>
- Ramos, R.; Ramírez, I.; Paiva, V. H.; Militão, T.; Biscoito, M.; Menezes, D.; Phillips, R. A.; Zino F. y González-Solís, J. 2016. Global spatial ecology of three closely-related gadfly petrels. *Scientific Reports*, 6: 23447. <https://doi.org/10.1038/srep23447>
- Ramos, R.; Sanz, V.; Militão, T.; Bried, J.; Neves, V. C.; Biscoito, M.; Phillips, R. A.; Zino

## BIBLIOGRAFÍA

- F. y González-Solís, J. 2015. Leapfrog migration and habitat preferences of a small oceanic seabird, Bulwer's Petrel (*Bulweria bulwerii*). *Journal of Biogeography*, 42: 1651-1664. <https://doi.org/10.1111/jbi.12541>
- Regular, P. M.; Davoren, G. K.; Hedd, A. y Montevecchi, W. A. 2010. Crepuscular foraging by a pursuit-diving seabird: tactics of Common Murres in response to the diel vertical migration of capelin. *Marine Ecology Progress Series*, 415: 295-304. <https://doi.org/10.3354/meps08752>
- Reyes-González, J. M.; Zajková, Z.; Morera-Pujol, V.; De Felipe, F.; Militão, T.; Dell'Ariccia, G.; Ramos, R.; Igual, J. M.; Arcos, J. M. y González-Solís, J. 2017. *Migración y ecología espacial de la población española de petrel de Bulwer*. Monografía n.º 3 del programa Migra. SEO/BirdLife. Madrid. <https://doi.org/10.31170/0056>
- Rodríguez, A. y Rodríguez, B. 2009. Attraction of petrels to artificial lights in the Canary Islands: effects of the moon phase and age class. *Ibis*, 151: 299-310. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2009.00925.x>
- Rodríguez, A.; Holmes, N. D.; Ryan, P. G.; Wilson, K.-J.; Faulquier, L.; Murillo, Y.; Raine, A. F.; Penniman, J. F.; Neves, V.; Rodríguez, B.; Negro, J. J.; Chiaradia, A.; Dann, P.; Anderson, T.; Metzger, B.; Shirai, M.; Deppe, L.; Wheeler, J.; Hodum, P.; Gouveia, C.; Carmo, V.; Carreira, G. P.; Delgado-Alburquerque, L.; Guerra-Correa, C.; Couzi, F.-X.; Travers, M. y Le Corre, M. 2017. Seabird mortality induced by land-based artificial lights. *Conservation Biology*, 31: 986-1001. <https://doi.org/10.1111/cobi.12900>
- Rodríguez, B. y Navarro, J. 2006. Bulwer's Petrel *Bulweria bulwerii*: a new breeding species to Gran Canaria (Canary Islands). *Alauda*, 74: 277-278.
- Rodríguez, B.; Bécares, J.; Martínez, J. M.; Rodríguez, A.; Ruiz, A. y Arcos, J. M. 2013. Satellite tracking of Bulwer's Petrels *Bulweria bulwerii* in the Canary Islands. *Bird Study*, 60: 270-274. <https://doi.org/10.1080/00063657.2013.778226>
- Rodríguez, B.; De León, L.; Martín, A.; Alonso, J. y Nogales, M. 2003. Status and distribution of breeding seabirds in the northern islets of Lanzarote (Canary Islands). *Atlantic Seabirds*, 5: 41-56.
- Trujillo, D. y Ramos, J. J. 1996. Petrel de Bulwer *Bulweria bulwerii*. Noticiario Ornitológico. *Ardeola*, 43: 239-240.
- Waap, S.; Symondson, W. O. C.; Granadeiro, J. P.; Alonso, H.; Serra-Gonçalves, C.; Dias, M. P. y Catry, P. 2017. The diet of a nocturnal pelagic predator, the Bulwer's Petrel, across the lunar cycle. *Scientific Reports*, 7: 1384. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-01312-3>
- Wienerroither, R. 2003. *Species composition of mesopelagic fishes in the area of the Canary Islands, Eastern Central Atlantic*. Dirección General de Universidades e Investigación Las Palmas de Gran Canaria. Gobierno de Canarias. Gran Canaria.
- Wood S. y Scheipl F. 2017. *gamm4: Generalized Additive Mixed Models using 'mgcv' and 'lme4'*. R package version 0.2-5. <https://CRAN.R-project.org/package=gamm4>
- Xavier, J.; Clarke, M. R.; Magalhães, M. C.; Stowasser, G.; Blanco, C. y Chereil, Y. 2007. Current status of using beaks to identify cephalopods: III International Workshop and training course on Cephalopod beaks, Faial island, Azores, April 2007. Arquipélago. *Life and Marine Sciences*, 24: 41-48.
- Zino, F.; Bischoit, M. J. y Zino, P. A. 1994. Bulwer's Petrel. En: Tucker M.G. y Heath M.F. (Eds.): *Birds in Europe. Their Conservation Status*, pp. 64-65. BirdLife International.
- Zonfrillo, B. 1986. Diet of Bulwer's Petrel *Bulweria bulwerii* in the Madeiran Archipelago. *Ibis*, 128: 570-572.







---

## CAPÍTULO 2

---



# **USING MARINE ISOSCAPHES TO INFER MOVEMENTS OF OCEANIC MIGRANTS: THE CASE OF BULWER'S PETREL, *BULWERIA BULWERII*, IN THE ATLANTIC OCEAN**

## **Abstract**

Studying the movements of oceanic migrants has been elusive until the advent of several tracking devices, such as the light-level geolocators. Stable isotope analysis (SIA) offers a complementary approach to infer areas used year-round, but its suitability in oceanic environments remains almost unexplored. To evaluate SIA as a tool for inferring movements of oceanic migrants, we sampled an oceanic seabird, the Bulwer's petrel, *Bulweria bulwerii*, in four breeding colonies spread along its Atlantic distribution. We first studied the species moulting pattern from 29 corpses collected in the colonies. Secondly, based on this moult knowledge, we selected three feathers from tracked birds to infer their breeding and non-breeding grounds using SIA: the 1<sup>st</sup> primary (P1), the 8<sup>th</sup> secondary (S8) and the 6<sup>th</sup> rectrix (R6) feathers. Birds migrated to two main non-breeding areas, the Central or the South Atlantic Ocean. P1 showed similar isotopic values among petrels from different breeding colonies, suggesting this feather is replaced early in the non-breeding period in a common area used by most birds, the Central Atlantic. S8 and R6 feathers correctly assigned 92% and 81%, respectively, of the birds to their non-breeding areas, suggesting they were replaced late in season, when birds were settled in their main non-breeding grounds. Our results showed that the isotopic baseline levels of the Central and South Atlantic are propagated through the food web until reaching top predators, suggesting these ratios can be used to infer the movement of long-distance migrants among oceanic water masses.

## **Keywords**

Assigning non-breeding grounds, Discriminant function, Light level geolocation, Migration, Moulting patterns, Oceanic isoscapes, Stable isotope analysis

## Introduction

Marine megafauna provide insights into the physical and biological processes occurring in the ocean and are generally considered good indicators of the health and structure of marine ecosystems as well as particularly sensitive to human impacts (Lascelles et al. 2014, Hays et al. 2016, Authier et al. 2017). As such, megafauna, in particular seabirds, are often used to help identifying major hotspots relevant for marine biodiversity and for setting conservation priorities at sea, and therefore there is an increasing need to know their year-round movements. This has boosted a plethora of tracking studies, although most of them have been carried out on terrestrial species or on large pelagic species mainly feeding on neritic areas. In consequence, our knowledge on the use of oligotrophic oceanic areas by oceanic migrants remains relatively scarce.

The proliferation of tracking devices, their increasing autonomy and its continuous miniaturization have enormously increased the number of species that can be tracked (Kays et al. 2015, López-López 2016). However, all devices have some limitations. Some of them need to be recovered, which usually limit their use to study breeders, thus neglecting the movement of non-breeding animals which in long-lived species may conform a large proportion of the population making a different use of the space. Some devices are still relatively expensive, limiting the sample size and the strength of the ecological inferences. In addition, some devices or the way these devices need to be attached, can show detrimental effects (Burger & Shaffer 2008). Finally, some species or individuals (e.g. dead animals) may not be possible to track. In this regard, intrinsic biogeochemical markers, such as stable isotopes analysis (SIA), may offer a useful alternative or a complementary approach to infer the areas used year-round by oceanic migrants. Stable isotope values may show geographic gradients at baseline levels (Somes et al. 2010, McMahon et al. 2013b a), that are integrated through the food web into their tissues, which ultimately reflect the isotopic values of the area where these tissues were grown (Hobson & Wassenaar 2008, Ramos & González-Solís 2012). Geographical isotopic gradients (i.e. isoscapes) are described in some terrestrial territories (e.g., West et al. 2010); nevertheless, they are also now being revealed from the marine environment (McMahon et al. 2013b, Magozzi et al. 2017). SIA can overcome some limitations of tracking devices, since tissues can be sampled with minimal disturbance to study any animal of a population (immatures, breeders, non-breeders, sabbaticals, dead or alive individuals) with a single capture, and allows reaching large sample sizes necessary to achieve strong ecological inferences (Lindberg & Walker 2007). Feathers of tracked seabirds can be particularly valuable in revealing marine isoscapes and validating the use of stable isotopes as geographic marker of their oceanic movements (Ramos et al. 2009a, Zajková et al. 2017), which can later be used to trace the movements of any marine long distance migrant. However, it is crucial to know about its moult chronology and perform SIA in feathers of several birds of known distribution, such as those tracked with GLS (Global Location Sensing) loggers.

In this study, we aim to evaluate the potential of  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  as geographic intrinsic markers for the study of movements of oceanic migrants. To do so, we used a small oceanic Procellariiform breeding along the Macaronesia, the Bulwer's petrel, *Bulweria bulwerii* (Jardine & Selby, 1828). We hypothesize that major geographic differences in baseline isotopic levels propagate through the food web until reaching top predators, allowing using these differences to study large-scale movements of oceanic migrants. To test this hypothesis, we



first assessed the moult chronology of the species using SIA on feathers from bird corpses collected at sampling site. Second, we explored the potential of these isotopes as geographic markers to infer the breeding and non-breeding areas of each bird by determining  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  values in feathers of birds tracked with geolocators. Finally, we evaluated whether the isotopic differences known to occur lower in the food web (plankton) between the Central and South Atlantic Ocean (McMahon et al. 2013a), are consistent with the values found in Bulwer's petrel feathers.

## Materials and methods

### Study species and sampling strategy

The Bulwer's petrel is a small pelagic procellariiform (75-130g), with a disjointed pan-oceanic distribution in tropical and subtropical waters of the Pacific, Indian and Atlantic Oceans (Brooke 2004, Flood & Fisher 2011). In the latter, it breeds in islets and islands of the Macaronesian archipelagos of Azores, Madeira, Salvages, Canaries and Cape Verde (Flood & Fisher 2011). Adults arrive at the colony from April to May (except in Cima, Cape Verde: late December-January), and leave it from August to October (Brooke 2004, Ramos et al. 2015). They carry out a partial leapfrog migration, with some individuals from the northern colonies, such as Azores and Canary Islands, migrating further south than individuals from the southern colonies of Cape Verde (Ramos et al. 2015).

We carried out the study on four islets of the Macaronesia: Vila (in Azores Archipelago), Montaña Clara (hereafter M. Clara for brevity, in Canary Islands), Raso, and Cima (both in Cape Verde Archipelago) (Table 1). At each colony, we collected Bulwer's petrel corpses and sampled a sequence of feathers from them. We also deployed GLS in breeding birds on the four islets, and sampled three specific feathers at the time of GLS recovering.

**Table 1.** Information about the study colonies of Bulwer's petrel in the Atlantic Ocean.

Islet	Archipelago	Latitude	Longitude	Estimated population size	Breeding season	References
Vila	Azores	36.94	-25.17	50 pairs	April-October	Brooke 2004, Ramos et al. 2015
M. Clara	Canary Islands	29.29	-13.53	100-130 pairs	April-September	Rodríguez et al. 2003, Ramos et al. 2015
Raso	Cape Verde	16.61	-24.58	Tens of pairs	April-October	Brooke 2004, Ramos et al. 2015
Cima	Cape Verde	14.97	-24.64	Tens of pairs	January-August	Brooke 2004, Ramos et al. 2015

Geographic position, estimated population size and breeding phenology of Bulwer's petrel colonies in the Atlantic Ocean included in this study.

## Bird tracking data (GLS)

From 2008 to 2014, we fitted breeding adults with a small combined GLS-immersion logger leg-mounted with a PVC ring (S1 Table in S1 File). Over the study period, the models we used were Mk13, Mk14, Mk18 and Mk4083 from BAS (British Antarctic Survey, Cambridge, UK), weighing 1.4-2.0 g (1.9-2.7% of a seventy-five-gram Bulwer's petrel). Overall, we recovered 86 GLS loggers from 65 individuals in the four colonies: 7 GLS loggers from Vila in 2008, 45 from M. Clara (14 from 2011, 13 from 2012, 14 from 2013 and 4 from 2014), 15 from Raso (7 from 2008, 4 from 2009 and 4 from 2010) and 19 from Cima (5 from 2011 and 14 from 2012; S1 Table in S1 File).

GLS loggers provide two positions per day based on light levels (at local midday and at local midnight), with a mean accuracy of  $186 \pm 114$  km ( $2^\circ$  of latitude and longitude (Phillips et al. 2004)). We calculated positions using BASTrack software (BAS). We set a light threshold of 20 and we inspected the integrity of the light curve day-by-day to estimate, when necessary, dawn and dusk times. We excluded 1) transitions where the minimum dark period was less than 4 hours, 2) transitions belonging to the 20 closest days to the equinoxes, when latitude estimation is unreliable, 3) and incubation periods, based on light data recorded by the logger. We applied an iterative forward/backward averaging velocity filter to remove unreliable locations (McConnell et al. 1992), which were those above the 95<sup>th</sup> percentile of the maximum travel speed of the tracked birds (Austin et al. 2003).

We defined the non-breeding period as the interval between the date of departure and the date of arrival to the breeding grounds, both determined visually using BASTrack software. We set the departure date as the first day the bird locations were outside the cluster of positions frequented during the breeding period, followed by directed movement away from this area. We determined the arrival date as the first date the bird entered that cluster of positions, preceded by directed movement towards that area. When the date of arrival was impossible to determine visually, we used activity data. Each GLS logger registered saltwater immersion every 3 s and stored the number of immersions in each 10 min period as a value from 0 (continuously dry) to 200 (continuously wet). Thereby, if the bird was in dry mode during all night we inferred it was at the colony, inside the burrow.

## Feathers sampling and stable isotopes analyses (SIA)

To choose the feathers that were moulted within the periods of interest for SIA, it is crucial to know the moulting pattern. Unfortunately, moulting pattern of Bulwer's petrel is hardly known. The renewal of remiges and rectrices of adult Bulwer's petrels from most population probably occurs when birds are away from the breeding grounds, from October to April (Monteiro et al. 1996, Howell 2012). Nevertheless, the moult chronology may differ slightly among populations that have different breeding phenology (Cape Verde vs. more northerly populations (Flood & Fisher 2011)). To better understand the moult chronology of the Bulwer's petrel, we analyzed  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  values on a sequence of feathers from 29 corpses collected at each colony (8 from Vila, 8 from M. Clara, 9 from Raso and 4 from Cima), from 2003 to 2011. From corpses, we sampled five primary [the 1<sup>st</sup> and innermost (P1), 3<sup>rd</sup> (P3), 5<sup>th</sup> (P5), 7<sup>th</sup> (P7) and 10<sup>th</sup> (P10)], and three secondary [the 1<sup>st</sup> and outermost (S1), 8<sup>th</sup> (S8) and 12<sup>th</sup> (S12)] feathers, whenever possible. To relate feathers isotopic values with breeding and non-breeding areas of each bird, from tracked birds, we sampled one P1, one S8 (from different wings), and one R6 at the time of GLS logger recovery.

We washed feathers in a 0.25 M sodium hydroxide solution, rinsed twice in distilled water to remove any surface contaminant, dried for 24 hours in an oven at 40°C to constant mass, and cut in small pieces to get a homogeneous sample. We placed sub-samples of 0.300 to 0.320 mg (weighed to the nearest 1 µg in a Mettler Toledo MX5) in tin capsules and crimped for combustion for  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  determination. Isotopic analyses were carried out at the Serveis Científic-Tècnics of the Universitat de Barcelona (Spain) using of a Thermo-Finnigan Flash 1112 (CE Elantech, Lakewood, NJ, USA) elemental analyser coupled to a Delta-C isotope-ratio mass spectrometer via a CONFLOIII interface (Thermo Finnigan MAT, Bremen, Germany). Standards from the International Atomic Energy Agency (IAEA) were used (IAEA N<sub>1</sub>, IAEA N<sub>2</sub>, IAEA NO<sub>3</sub>, IAEA 600, USGS 34 and USGS 40 for N; and IAEA CH<sub>6</sub>, IAEA CH<sub>7</sub>, IAEA 600 and USGS40 for C; S1 Table in S2 File) and two standard material samples were inserted every 12-16 feather samples to calibrate the system. Stable isotope ratios were expressed in the standard  $\delta$ -notation relative to Vienna Pee Dee Belemnite ( $\delta^{13}\text{C}$ ) and atmospheric N<sub>2</sub> ( $\delta^{15}\text{N}$ ), according to the following equation:  $\delta X = [(R_{\text{sample}}/R_{\text{standard}}) - 1]$ , where X (‰) is  $^{15}\text{N}$  or  $^{13}\text{C}$  and R are the corresponding ratio  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$  or  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  related to standard values. Replicate assays of standards material samples indicated standard deviation of maximum  $\pm 0.3$  and  $\pm 0.2$  ‰ for  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  respectively (S1 Table in S2 File).

## Spatial and statistical analyses

We first assessed the non-breeding area of the last non-breeding period recorded by each GLS logger (in case the GLS logger was deployed more than one year) by performing a 5% kernel density estimates (KDE) constructed with default smoothing parameter  $h$ , using the package ‘adehabitatHR’ (Calenge 2006) from the R software (R Core Team 2019) and then calculating the centroid of those kernels. To perform a partitioning clustering with the non-breeding areas, we applied the partition around medoids (pam) algorithm to an orthometric distance matrix created among all the centroids for the non-breeding areas, and we determined a priori the number of clusters as the number that maximized the overall average silhouette width criterion, as a measure of similarity between an object with its own cluster compared with others (Rousseeuw 1987, Ambrosini et al. 2009). To do this, we used the ‘pamk’ function of the R package ‘fpc’ (Hennig 2015).

To compare the  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  values among breeding and non-breeding areas for each feather (P1, S8 and R6), we performed different tests: one-way ANOVAs and Tukey’s honestly significant difference tests (as post-hoc comparisons) for parametric data, and Kruskal-Wallis tests for non-parametric data.

To check the potential of isotopic values of feathers sampled from the tracked birds to infer their breeding and non-breeding areas, we performed a linear discriminant function analyses (LDA) for each feather (P1, S8 and R6) using ‘linDA’ function from the R package ‘Discriminer’ (Sanchez 2013). To test the discriminant efficiency of stable isotopes, we split our dataset in two: the training and the testing datasets including 70% and 30% of the analyzed feathers, respectively. To avoid pseudo-replication in the training dataset used to construct the LDA, we randomly selected one feather per bird in the case of animals tracked several years. To test the LDA obtained with the training dataset, we used the rest of the feathers not used in the training dataset, including some feathers from repeated individuals. If the number of feathers in the testing dataset was <30% of the total per colony or per non-

breeding area, we randomly selected some feathers from the training data until reaching the 30%. We included breeding and non-breeding areas with the same weight using uninformative priors.

To evaluate the discriminant functions, we explored biplots to compare  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  values among feathers of tracked birds: P1 (differentiated by colony) versus S8 and R6 (both feathers differentiated by non-breeding areas). In addition, we explored biplots for  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  for each feather separately (P1, S8 and R6) differentiated by colony of origin and non-breeding areas, and we carried out Standard Bayesian Ellipses using the R package Stable Isotope Bayesian Ellipses in R ('SIBER'; Jackson et al. 2011).

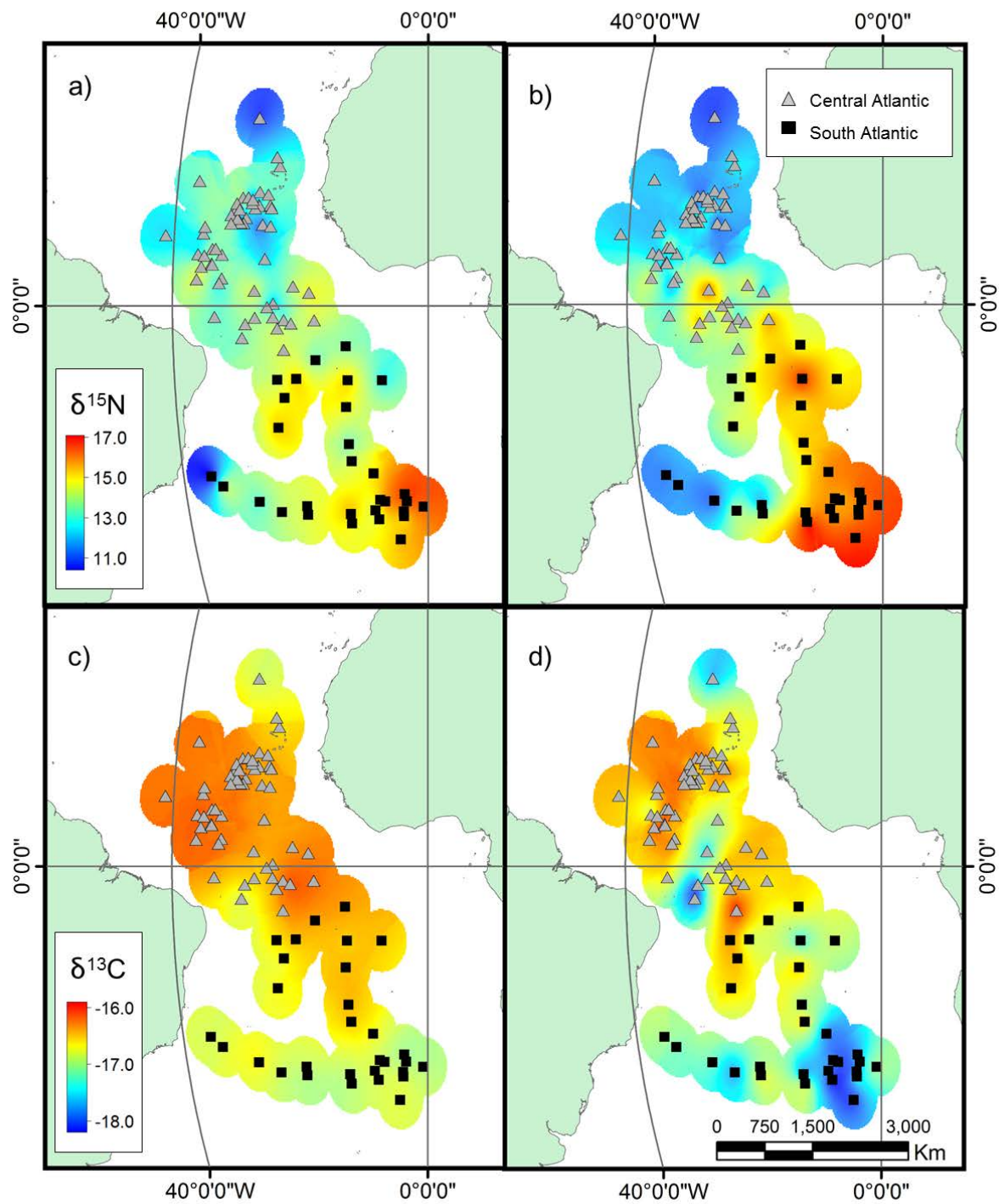
Finally, to visualize geographical isotopic gradients of the feathers inferred to be moulted during the non-breeding period based on the results of the Discrimination Function Analyses, i.e. S8 and R6, we created surface interpolation models for  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  values, using ArcGIS 10.2.2. (ESRI 2014). We associated the values of the feathers with the position of every centroid for the non-breeding period and we used the Kriging option in Spatial Analyst Tools with Ordinary methods and Spherical semivariogram model. Around every centroid, we limited the interpolation with a mask of 4 degrees using Multiple Ring Buffer option in Analysis Tools. To visualize the results, we used a Mollweide projection background map.

## Results

Isotopic values of  $\delta^{15}\text{N}$  of feathers from 29 corpses revealed that variability in P1, P3 and P5 feathers was relatively low for the four colonies, particularly when compared with that in P7, P10, S1, S8 or S12. The same low variability in P1 between colonies was also detected in tracked birds regardless of the non-breeding areas, while the variability increased for the S8 and the R6 and showed differences between non-breeding areas (S1 Figure in S2 File). Isotopic values of  $\delta^{13}\text{C}$  for corpses showed a different pattern, with a higher variability for the birds of Cima regardless of the feather (S1 Figure in S2 File).

The number of clusters that maximized the overall average silhouette width criterion obtained for the centroids of non-breeding areas of the tracked birds was two, corresponding to the Central and South Atlantic, represented in Figure 1.

Regarding the differences in  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  values of P1 feathers among colonies for tracked birds, we found significant differences in both isotopes, being Vila different from M. Clara and Cima, but not from Raso (Table 2). The isotopic values of the P1 from all colonies were similar to those S8 and R6 of birds that spent the non-breeding period in the Central Atlantic (Figure 2). However, there were no significant differences among colonies in S8 feathers for any isotopic ratio. For R6 feathers, we did not find significant differences in  $\delta^{15}\text{N}$  values among colonies, but there were significant differences in  $\delta^{13}\text{C}$  (Table 2). Regarding the differences for tracked birds between the two non-breeding areas, Central and South Atlantic,  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  values for the P1 did not differ, but there were significant differences for both isotopes in S8 and R6, being the Central Atlantic more depleted in  $\delta^{15}\text{N}$  and more enriched in  $\delta^{13}\text{C}$  values than the South Atlantic (Table 2, Figure 2).

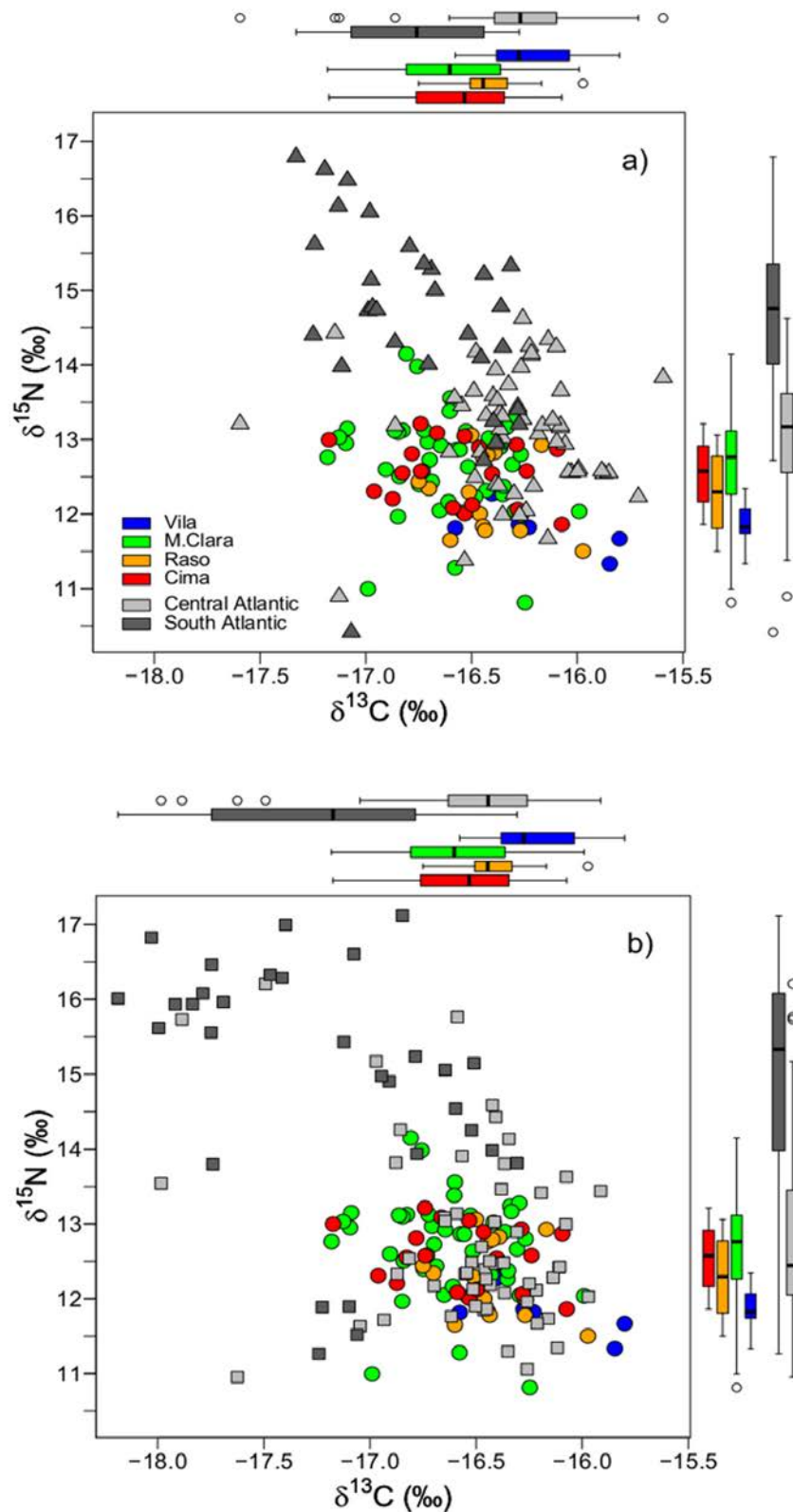


**Figure 1.** Non-breeding areas and Atlantic surface interpolation models for  $\delta^{15}\text{N}$  values of (a) S8 and (b) R6 feathers and  $\delta^{13}\text{C}$  values of (c) S8 and (d) R6 feathers. Centroids of the 5% kernel density of the non-breeding distribution of Bulwer's petrels tracked with GLS loggers (86 trips), and their respective non-breeding areas: the Central Atlantic (grey triangles) and South Atlantic (black squares). Atlantic surface interpolation models for  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  values of S8 and R6 feathers of Bulwer's petrels tracked with GLS loggers, and formed with a buffer of 4 degrees around every centroid and using Mollweide projection background map.



**Table 2.** Mean ( $\pm$ SD) isotopic values of sampled feathers by colonies (Vila, M. Clara, Raso and Cima) and non-breeding areas (Central and South Atlantic). Statistical results of either One-way ANOVA or Krystal-Wallis (K-W) with different letters indicating significant differences in post-hoc multiple comparisons.

Feathers	Isotopes	Vila	M. Clara	Raso	Cima	Test for colonies	Central Atlantic	South Atlantic	Test for clusters
P1	$\delta^{15}\text{N}$	11.9 $\pm$ 0.4 a	12.7 $\pm$ 0.7 b	12.3 $\pm$ 0.5 ab	12.6 $\pm$ 0.4 b	$F_{3,82} = 4.8$ , $P\text{-value} = 0.004$	12.5 $\pm$ 0.6	12.5 $\pm$ 0.7	$F_{1,84} = 0.2$ , $P\text{-value} = 0.698$
	$\delta^{13}\text{C}$	-16.2 $\pm$ 0.3 a	-16.6 $\pm$ 0.3 b	-16.4 $\pm$ 0.2 ab	-16.5 $\pm$ 0.3 b	$F_{3,82} = 5.7$ , $P\text{-value} = 0.001$	-16.5 $\pm$ 0.3	-16.5 $\pm$ 0.3	$F_{1,84} = 0.0$ , $P\text{-value} = 0.912$
S8	$\delta^{15}\text{N}$	13.8 $\pm$ 0.8	13.9 $\pm$ 1.5	13.4 $\pm$ 0.9	13.1 $\pm$ 0.6	$F_{3,82} = 2.5$ , $P\text{-value} = 0.069$	13.1 $\pm$ 0.8	14.6 $\pm$ 1.3	K-W = 30.6, $P\text{-value} < 0.001$
	$\delta^{13}\text{C}$	-16.4 $\pm$ 0.4	-16.6 $\pm$ 0.5	-16.3 $\pm$ 0.2	-16.3 $\pm$ 0.2	K-W = 7.6, $P\text{-value} = 0.056$	-16.3 $\pm$ 0.3	-16.8 $\pm$ 0.3	K-W = 28.5, $P\text{-value} < 0.001$
R6	$\delta^{15}\text{N}$	13.8 $\pm$ 2.3	13.9 $\pm$ 1.8	13.2 $\pm$ 1.3	13.0 $\pm$ 1.2	K-W = 3.8, $P\text{-value} = 0.283$	12.8 $\pm$ 1.2	15.0 $\pm$ 1.6	K-W = 25.9, $P\text{-value} < 0.001$
	$\delta^{13}\text{C}$	-16.7 $\pm$ 0.4 ab	-17.0 $\pm$ 0.7 b	-16.5 $\pm$ 0.3 a	-16.5 $\pm$ 0.3 a	K-W = 9.7, $P\text{-value} = 0.022$	-16.5 $\pm$ 0.4	-17.2 $\pm$ 0.5	K-W = 30.0, $P\text{-value} < 0.001$



**Figure 2. Biplots of  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  for sampled feathers of tracked animals.** Biplots for P1 and S8 (a), and P1 and R6 (b). P1 are depicted in circles and by colony (blue for Vila,  $n=7$ , green for M. Clara,  $n=45$ , orange for Raso,  $n=15$ , and red for Cima,  $n=19$ ) and S8 and R6 are depicted with triangles and squares respectively, and by non-breeding areas (grey for Central Atlantic, and dark grey for South Atlantic).

Based on the  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  values, all feathers from tracked birds showed low values of correct assignment to the respective breeding colonies (Table 3). In contrast, S8 and the R6 reached 92% and 81%, respectively, of correct assignment to the corresponding non-breeding areas of the tracked birds (Table 3). Discriminant functions for the non-breeding grounds for Bulwer's petrel are shown in Table 3.

Standard Bayesian Ellipses performed separately by feather type, colony and non-breeding area for tracked birds, showed P1 isotopic values largely overlap among colonies and regardless of the non-breeding areas visited by the birds, except for the birds from Vila that spent the non-breeding period in the South Atlantic, which showed enriched  $\delta^{13}\text{C}$  values. Isotopic values of S8 segregated between the two non-breeding areas for birds breeding in M. Clara and Vila, while overlapped extensively for all birds breeding in Raso and Cima. Isotopic values of R6 segregated between non-breeding areas for birds breeding in all colonies, even though segregation was more pronounced for birds breeding in Vila and Cima than for those breeding in M. Clara and Raso (S2 Figure in S2 File).

Surface interpolation models for S8 and R6 pointed out geographic differences in the isotopic values between the two non-breeding areas. For both feathers, we found more enriched  $\delta^{15}\text{N}$  and depleted  $\delta^{13}\text{C}$  values for birds wintering in the South Atlantic than for those wintering in the Central Atlantic, with a spot with lower values of  $\delta^{15}\text{N}$  in the South Atlantic closer to the coastline of Brazil. For both isotopes, the gradient was more noticeable for the R6 than for the S8 (Figure 1).

## Discussion

In this study, by combining SIA of different feathers with the migratory tracks of a small oceanic seabird instrumented with geolocators, we showed  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  values in the feathers grown in Central and South Atlantic regions differ. More specifically, we showed these differences are consistent with those known to occur lower in the food web and can be effectively used to infer the non-breeding areas of the Bulwer's petrel in the Central and South Atlantic Ocean. This result agrees with our hypothesis, showing differences in the basal isotopic values propagate through the food web until reaching top predators, therefore indicating that it is possible to use SIA as intrinsic marker to trace large-scale movement of long-distance migrants among vast oceanic waters.

First, our isotopic results on several feathers of corpses collected at different colony sites unravelled moulting pattern of remiges for this oceanic species. In other sympatric Procellariiformes, such as Cory's shearwater, moulting starts at the end of breeding, while still rearing the chick (Alonso et al. 2009, Ramos et al. 2009b). If this was the case for Bulwer's petrel, and based on plankton marine isoscapes defined along the Atlantic (McMahon et al. 2013a, Magozzi et al. 2017), we would expect to detect some differences in the isotopic values of P1 feathers among the four studied populations, but this was not the case. The similarity of the isotopic signal from P1 to P5 among birds from different populations indicate the moult of the innermost primary feathers occurs after the breeding period, as previously suggested by (Howell 2012). In particular,  $\delta^{15}\text{N}$  values of P1, P3 and P5 from corpses from the different populations showed low variability when compared with other feathers (e.g., P10 and

**Table 3. Correct classification rates (%) for colonies and non-breeding areas by feather, and discriminant functions using SIA.**

	Sample sizes		P1 correct classification (%)		S8 correct classification (%)		R6 correct classification (%)	
	Training	Testing	Training	Testing	Training	Testing	Training	Testing
<b>Breeding colonies:</b>								
Vila	5	2	40.0	50.0	20.0	0.0	0.0	0.0
M. Clara	31	14	51.6	57.1	35.5	21.4	48.4	50.0
Raso	10	5	60.0	0.0	20.0	40.0	50.0	40.0
Cima	12	5	76.9	33.3	38.5	50.0	30.8	33.3
Total	58	26	42.4	40.7	32.2	29.6	40.7	40.7
<b>Non-breeding areas:</b>								
Central Atlantic	38	16	51.3	47.1	87.2	94.1	89.7	82.4
South Atlantic	21	9	61.9	77.8	76.2	88.9	66.7	77.8
Total	59	25	55.0	57.7	83.3	92.3	81.7	80.8
<b>Discriminant functions:</b>								
			Central Atlantic		South Atlantic			
8 <sup>th</sup> secondary (S8)			5.8×δ <sup>15</sup> N – 116.2×δ <sup>13</sup> C – 983.7		7.0×δ <sup>15</sup> N – 118.8×δ <sup>13</sup> C – 1043.9			
6 <sup>th</sup> rectrix (R6)			1.3×δ <sup>15</sup> N – 79.0×δ <sup>13</sup> C – 660.9		2.3×δ <sup>15</sup> N – 82.2×δ <sup>13</sup> C – 727.1			

Correct classification rates (%) obtained using stable isotope analysis (δ<sup>15</sup>N and δ<sup>13</sup>C values) for P1, S8 and R6 of Bulwer's petrel tracked with geolocation, and validation of the discriminant analyses using the testing data. Discriminant functions obtained using δ<sup>15</sup>N and δ<sup>13</sup>C values of S8 and R6 to infer the non-breeding areas of Bulwer's petrel. For each feather, the higher result (for the Central or South Atlantic) indicates the belonging of the bird to that cluster.

S8), also in line with that registered in P1 feathers of the tracked birds (S1 Figure in S2 File). Indeed, isotopic values of P1 feathers of most populations largely overlapped with those of S8 and R6 feathers from birds that spent the entire non-breeding period on the Central Atlantic, suggesting all birds from different population replaced these feathers in this area. All Bulwer's petrels visited this area at the onset of the non-breeding period and, even those that headed to the South Atlantic in a later stage, first spent some time on it. In addition, isotopic values for birds from Vila, which spent the non-breeding period in the South Atlantic, showed P1 more enriched in carbon than birds from other archipelagos, suggesting that birds from this islet may moult the P1 in a more neritic area (France 1995). For all the colonies, outermost primary (i.e., P7 and P10) and secondary (S1, S8 and S12) feathers sampled from corpses, as well as those S8 and R6 feathers from tracked birds, showed large variability in their  $\delta^{15}\text{N}$  values, particularly when compared to the isotopic variability of P1 feathers. A large variability in the isotopic values of these feathers pointed out these were moulted in different areas with distinct isotopic baselines. Indeed, we found significant differences in the isotopic values of S8 and R6 feathers of tracked birds that wintered in the Central and the South Atlantic Ocean, suggesting these feathers are moulted later in the non-breeding season, when birds are already settled in their main wintering area.

The reduction of the non-breeding areas of tracked birds to its centroid, the limited accuracy of the GLS positions, the difficulty in identifying the staging areas of the Bulwer's petrels over their migratory period, the annual variation in the baseline isotopic values and the variability in the moulting patterns among birds and among populations, may obscure or dilute the relationship between the geographic position of the wintering areas, as indicated by the geolocators, and the isotopic values of the feathers inferred to be moulted in these areas. Despite of all these potentially confounding factors, the isotopic differences of S8 and R6 feathers between tracked birds that wintered in the Central and the South Atlantic Ocean allowed us to correctly assign 92% and 81% of the birds, respectively, to their putative non-breeding areas. Indeed, the geographic isotopic differences found in Bulwer's petrels mirror the marine isoscapes for plankton (McMahon et al. 2013b, Magozzi et al. 2017). That is, in general both Bulwer's petrel feathers and plankton showed a gradient with higher  $\delta^{15}\text{N}$  and lower  $\delta^{13}\text{C}$  values in the South than in the Central Atlantic, with an area with lower  $\delta^{15}\text{N}$  values in the South Atlantic closer to the coastline of Brazil. This result indicate baseline isotopic differences between these two areas are propagated through the food web and can be used to study the movements of top predators in oceanic waters.

Our study underline the usefulness of multidisciplinary studies combining SIA and tracking data to bring new insights into the migratory ecology and conservation biology. Firstly, we pointed out how one might unravel unknown moulting patterns of seabird species that are not accessible to researchers during most part of their annual cycle. Secondly, we also described discriminant functions that allow assigning the non-breeding area of any Bulwer's petrel with a good accuracy, which may also be used for other related species feeding on similar prey (Waap et al. 2017) but more difficult to track using devices, such as storm-petrels (*Hydrobates* spp). Thirdly, we revealed that isotopic baseline differences in oceanic environments are propagated to top predators, allowing us to trace large-scale movements of long-distance migrants by sampling specific tissues (i.e., feathers), opening new opportunities to study the movements of individuals or species that for a number of logistic, economical or ethical reasons cannot be tracked using electronic devices.



## References

- Alonso H, Matias R, Granadeiro JP, Catry P (2009) Moults strategies of Cory's shearwaters *Calonectris diomedea borealis*: the influence of colony location, sex and individual breeding status. *J Ornithol* 150:329–337.
- Ambrosini R, Møller AP, Saino N (2009) A quantitative measure of migratory connectivity. *J Theor Biol* 257:203–211.
- Austin D, McMillan JJ, Bowen WD (2003) A three-stage algorithm for filtering erroneous argos satellite locations. *Mar Mammal Sci* 19:371–383.
- Authier M, Spitz J, Blanck A, Ridoux V (2017) Conservation science for marine megafauna in Europe: Historical perspectives and future directions. *Deep Res Part II Top Stud Oceanogr* 141:1–7.
- Brooke M (2004) Albatrosses and petrels across the world. Oxford University Press, Oxford.
- Burger AE, Shaffer SA (2008) Application of tracking and data-logging technology in research and conservation of seabirds. *Auk* 125:253–264.
- Calenge C (2006) The package adehabitat for the R software: a tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecol Modell* 197:516–519.
- ESRI (2014) ArcGIS Desktop: release 10.2.2.
- Flood B, Fisher A (2011) Multimedia identification guide to North Atlantic seabirds: Storm-petrels & Bulwer's Petrel.
- France RL (1995) Carbon-13 enrichment in benthic compared to planktonic algae: foodweb implications. *Mar Ecol Prog Ser* 124:307–324.
- Hays GC, Ferreira LC, Sequeira AMM, Meekan MG, Duarte CM, Bailey H, Bailleul F, Bowen WD, Caley MJ, Costa DP, Eguíluz VM, Fossette S, Friedlaender AS, Gales N, Gleiss AC, Gunn J, Harcourt R, Hazen EL, Heithaus MR, Heupel M, Holland K, Horning M, Jonsen I, Kooyman GL, Lowe CG, Madsen PT, Marsh H, Phillips RA, Righton D, Ropert-Coudert Y, Sato K, Shaffer SA, Simpfendorfer CA, Sims DW, Skomal G, Takahashi A, Trathan PN, Wikelski M, Womble JN, Thums M (2016) Key questions in marine megafauna movement ecology. *Trends Ecol Evol* 31:463–475.
- Hennig C (2015) Fpc: Flexible procedures for clustering. R package version 2.1-10. <https://CRAN.R-project.org/package=fpc>.
- Hobson KA, Wassenaar LI (2008) Tracking animal migration with stable isotopes. Academic Press, London.
- Howell SNG (2012) Petrels, Albatrosses & Storm-Petrels of North America.
- Jackson AL, Inger R, Parnell AC, Bearhop S (2011) Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER - Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *J Anim Ecol* 80:595–602.
- Kays R, Crofoot MC, Jetz W, Wikelski M (2015) Terrestrial animal tracking as an eye on life and planet. *Science* (80- ) 348:aaa2478.
- Lascelles BG, Notarbartolo G, Sciara D, Agardy MT, Cuttelod A, Eckert S, Glowka L, Hoyt E, Llewellyn F, Louzao M, Ridoux V, Tetley MJ (2014) Migratory marine species: their status, threats and conservation management needs. *Aquat Conserv Mar Freshw Ecosyst* 24:111–127.
- Lindberg MS, Walker J (2007) Satellite telemetry in avian research and management: sample size considerations. *J Wildl Manage* 71:1002–1009.

- López-López P (2016) Individual-based tracking systems in ornithology: welcome to the era of big data. *Ardeola* 63:103–136.
- Magozzi S, Yool A, Vander Zanden HB, Wunder MB, Trueman CN (2017) Using ocean models to predict spatial and temporal variation in marine carbon isotopes. *Ecosphere* 8:e01763.
- McConnell BJ, Chambers C, Fedak MA (1992) Foraging ecology of southern elephant seals in relation to the bathymetry and productivity of the Southern Ocean. *Antarct Sci* 4:393–398.
- McMahon KW, Hamady LL, Thorrold SR (2013a) A review of ecogeochemistry approaches to estimating movements of marine animals. *Limnol Oceanogr* 58:697–714.
- McMahon KW, Hamady LL, Thorrold SR (2013b) Ocean ecogeochemistry: a review. *Oceanogr Mar Biol Annu Rev* 51:327–374.
- Monteiro LR, Ramos JA, Furness RW, del Nevo AJ (1996) Movements, morphology, breeding, moult, diet and feeding of seabirds in the Azores. *Colon Waterbirds* 19:82–97.
- Phillips RA, Silk JRD, Croxall JP, Afanasyev V, Briggs DR (2004) Accuracy of geolocation estimates for flying seabirds. *Mar Ecol Prog Ser* 266:265–272.
- R Core Team (2019) R: A language and environment for statistical computing.
- Ramos R, González-Solís J (2012) Trace me if you can: the use of intrinsic biogeochemical markers in marine top predators. *Front Ecol Environ* 10:258–266.
- Ramos R, González-Solís J, Croxall JP, Oro D, Ruiz X (2009a) Understanding oceanic migrations with intrinsic biogeochemical markers. *PLoS One* 4:e6236.
- Ramos R, Militão T, González-Solís J, Ruiz X (2009b) Moulting strategies of a long-distance migratory seabird, the Mediterranean Cory's Shearwater *Calonectris diomedea diomedea*. *Ibis (Lond 1859)* 151:151–159.
- Ramos R, Sanz V, Militão T, Bried J, Neves VC, Biscoito M, Phillips RA, Zino F, González-Solís J (2015) Leapfrog migration and habitat preferences of a small oceanic seabird, Bulwer's petrel (*Bulweria bulwerii*). *J Biogeogr* 42:1651–1664.
- Rodríguez B, De León L, Martín A, Alonso J, Nogales M (2003) Status and distribution of breeding seabirds in the northern islets of Lanzarote (Canary Islands). *Atl Seabirds* 5:41–56.
- Rousseeuw PJ (1987) Silhouettes: A graphical aid to the interpretation and validation of cluster analysis. *J Comput Appl Math* 20:53–65.
- Sanchez G (2013) DiscrMiner: Tools of the trade for discriminant analysis. R package version 0.1-29. <https://CRAN.R-project.org/package=DiscrMiner>.
- Somes CJ, Schmittner A, Galbraith ED, Lehmann ME, Altabet MA, Montoya JP, Letelier RM, Mix AC, Bourbonnais A, Eby M (2010) Simulating the global distribution of nitrogen isotopes in the ocean. *Global Biogeochem Cycles* 24:1–16.
- Waap S, Symondson WOC, Granadeiro JP, Alonso H, Serra-Gonçalves C, Dias MP, Catry P (2017) The diet of a nocturnal pelagic predator, the Bulwer's petrel, across the lunar cycle. *Sci Rep* 7:1384.
- West JB, Bowen GJ, Dawson TE, Tu KP (2010) *Isoscapes: understanding movement, pattern, and process on Earth through isotope mapping*. Springer, New York.
- Zajková Z, Militão T, González-Solís J (2017) Year-round movements of a small seabird and oceanic isotopic gradient in the tropical Atlantic. *Mar Ecol Prog Ser* 579:169–183.

## S1 File. Bird tracking data by Global Location Sensing loggers

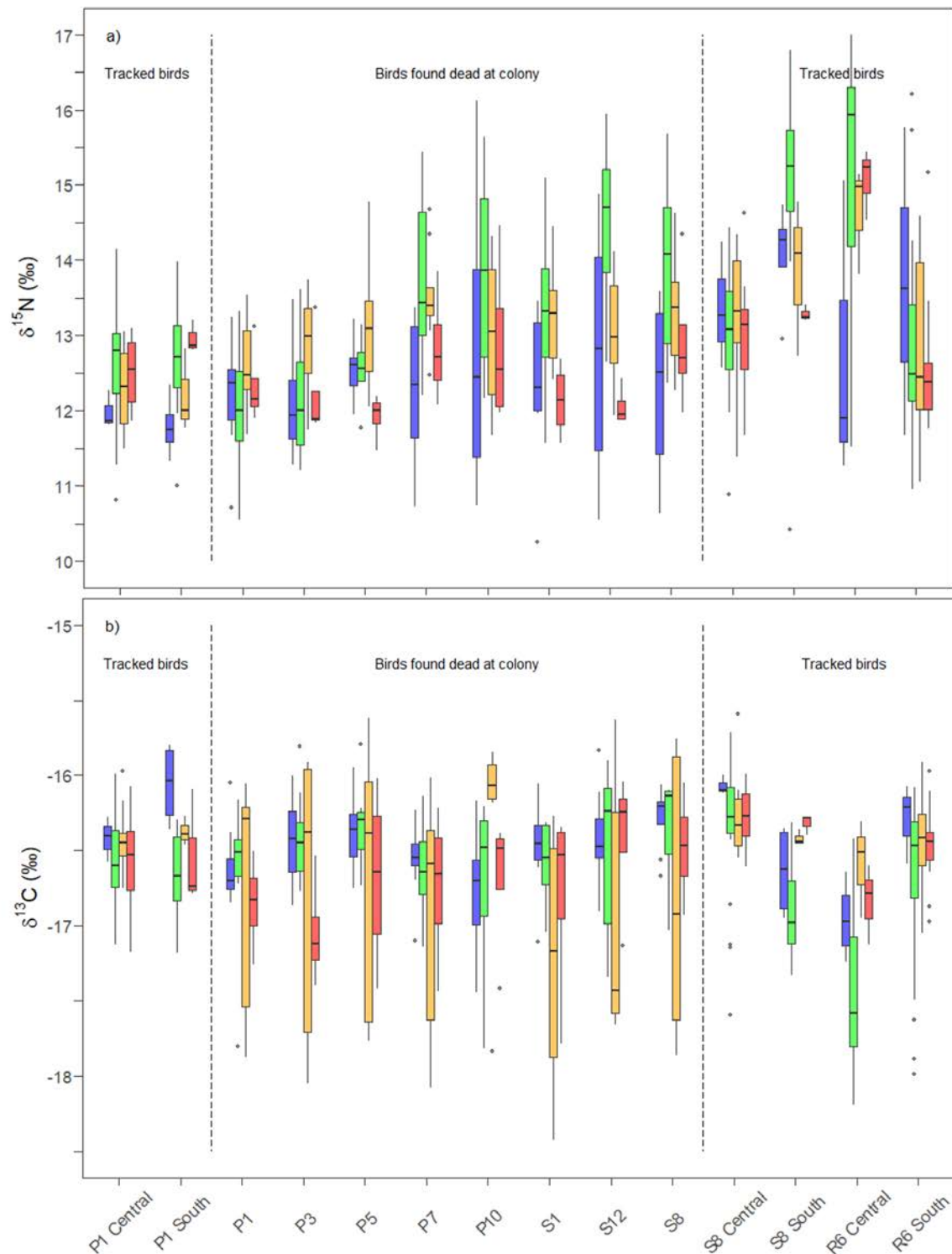
**S1 Table.** Total number of GLS logger deployed and recovered by colony, and number of GLS loggers included in the present study. Only GLS loggers with data for the last non-breeding period before recovering were included in this study, in order to relate the non-breeding areas with the feathers moulted during the non-breeding period and sampled at GLS logger recovering.

Colony	Deployed GLS	Recovered GLS	GLS included in the study
Vila	13 (2007)	7 (2008)	7
M. Clara	106 (2010-2013)	68 (2011-2014)	45
Raso	35 (2007-2009)	23 (2008-2010)	15
Cima	40 (2010-2011)	20 (2011-2012)	19

## S2 File. Stable Isotopes Analyses (SIA)

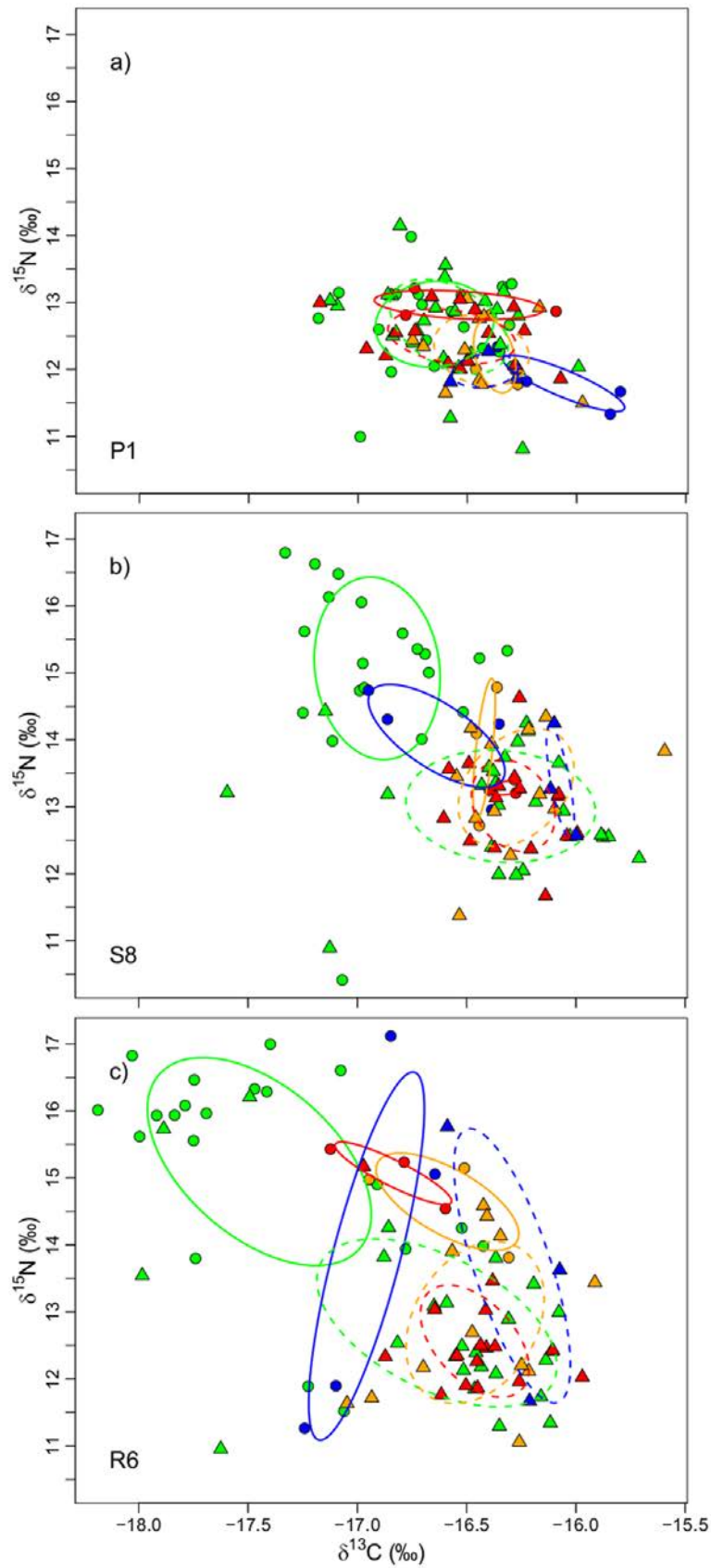
**S1 Table.** Accepted values of the standard material used in the stable isotopic analysis performed in this study, mean measured ( $\pm$ standard deviation) in the samples of standards materials used, minimum and maximum values for all runs, and number of samples (n).

Standard material	$\delta^{15}\text{NAIR}(\text{‰})$				$\delta^{13}\text{C}_{\text{VPDB}}(\text{‰})$				References of the accepted values
	Accepted values	Measured values			Accepted values	Measured values			
		Mean $\pm$ SD	Mean of all runs $\pm$ SD	Minimum-maximum		n	Mean $\pm$ SD	Mean of all runs $\pm$ SD	
IAEA N <sub>1</sub>	0.4 $\pm$ 0.1	0.5 $\pm$ 0.3	-0.2 to 1.1	42					Böhlke & Coplen 1993
IAEA N <sub>2</sub>	20.4 $\pm$ 0.1	20.3 $\pm$ 0.2	19.7 to 20.6	42					Braak & Smilauer 1998
IAEA NO <sub>3</sub>	4.7 $\pm$ 0.1	4.6 $\pm$ 0.2	4.0 to 4.9	20					Böhlke & Coplen 1993
USG 34	-1.8 $\pm$ 0.2	-1.8 $\pm$ 0.3	-2.6 to -1.3	25					Böhlke et al. 2003
USGS 40	-4.5 $\pm$ 0.1	-4.6 $\pm$ 0.1	-4.9 to -4.3	48	-26.2 $\pm$ 0.1	-26.4 $\pm$ 0.1	-26.6 to -26.2	47	Qi et al. 2003
IAEA 600	1.0 $\pm$ 0.2	1.0 $\pm$ 0.2	0.6 to 1.4	34	-27.8 $\pm$ 0.0	-27.7 $\pm$ 0.2	-27.9 to -26.8	34	Coplen et al. 2006
IAEA CH <sub>6</sub>					-10.5 $\pm$ 0.0	-10.4 $\pm$ 0.1	-10.7 to -10.3	46	Coplen et al. 2006
IAEA CH <sub>7</sub>					-32.2 $\pm$ 0.1	-32.1 $\pm$ 0.1	-32.3 to -32.0	43	Coplen et al. 2006



**S1 Figure.** Boxplots of  $\delta^{15}\text{N}$  (a) and  $\delta^{13}\text{C}$  (b) values for the 1<sup>st</sup> (P1), 3<sup>rd</sup> (P3), 5<sup>th</sup> (P5), 7<sup>th</sup> (P7) and 10<sup>th</sup> (P10) primary feathers, the 1<sup>st</sup> (S1), 12<sup>th</sup> (S12) and 8<sup>th</sup> (S8) secondary feathers of Bulwer's petrels found dead at each colony: Vila (in blue,  $n = 8$ ), M. Clara (green,  $n = 8$ ), Raso (orange,  $n = 9$ ) and Cima (red,  $n = 4$ ). The 6<sup>th</sup> rectrix (R6) of corpses are not represented here because the most of them did not have the tail. Also values for  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  are shown for the P1, S8 and R6 of alive tracked birds that spent the non-breeding period in Central or South Atlantic by colony.





**S2 Figure. Biplots of  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  values for P1 (a), S8 (b) and R6 (c) feathers sampled from tracked individuals of Bulwer's petrel.** In each plot, we show isotopic values and Standard Bayesian Ellipses by non-breeding areas (depicted in triangles and discontinuous contours for birds wintering in the Central Atlantic, and in circles and continuous contours for birds wintering in the South Atlantic) and colony (Vila in blue ( $n = 3/4$  for Central/South Atlantic), M. Clara in green ( $n = 25/20$ ), Raso in orange ( $n = 12/3$ ) and Cima in red tones ( $n = 16/3$ )).

## References

- Böhlke JK, Coplen TB (1993) Interlaboratory comparison of reference materials for nitrogen-isotope-ratio measurements. In: *Reference and intercomparison materials for stable isotopes of light elements*. Proceedings of a consultants meeting - IAEA, Viena, p 51–66
- Böhlke JK, Mroczkowski SJ, Coplen TB (2003) Oxygen isotopes in nitrate: new reference materials for  $^{18}\text{O}$ : $^{17}\text{O}$ : $^{16}\text{O}$  measurements and observations on nitrate-water equilibration. *Rapid Commun mass Spectrom RCM*, 2003 17:1835–46.
- Braak CJFT, Smilauer P (1998) CANOCO Reference Manual and user's guide to Canoco for Windows: Software for Canonical Community Ordination (version 4).
- Coplen TB, Brand WA, Gehre M, Gro M, Meijer HAJ, Toman B, Verkouteren RM (2006) New guidelines for  $\delta^{13}\text{C}$  measurements. *Anal Chem* 78:2439–2441.
- Qi H, Coplen TB, Gelimann H, Brand WA, Böhlke JK (2003) Two new organic reference materials for  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  measurements and new value for the  $\delta^{13}\text{C}$  of NBS 22 oil. *Rapid Commun Mass Spectrom* 17:2483–2487.







---

## CAPÍTULO 3

---





# **WILL CLIMATE CHANGE ALSO AFFECT (SUB)TROPICAL SPECIES? PREDICTIONS FROM BULWER'S PETREL POPULATIONS ACROSS THE NE ATLANTIC OCEAN**

## **Abstract**

Climate change has repeatably been shown to impact the demography and survival of marine top predators. However, this evidence often focuses solely on single populations of highly distributed species, largely from polar and subpolar environments. Here, we use capture-mark-recapture data from three populations of Bulwer's petrel (*Bulweria bulwerii*) spread across the Atlantic Ocean, on the Azores, Canary and Cabo Verde Islands (including subtropical to tropical zones). We evaluated the influence of environmental conditions (as indicated by the North Atlantic Oscillation index, Southern Oscillation Index, Sea Surface Temperature [SST] and wind speed) during the breeding and non-breeding seasons on the survival of this migratory seabird. Additionally, we evaluated how Bulwer's petrel survival may be affected under a climate change scenario of low greenhouse gas concentration trajectory (i.e., RCP2.6). SST estimated for the breeding area and season was the most influential variable on the survival of this petrel, showing negative effects for the three populations, most likely derived from indirect trophic web interactions. Interestingly, these relationships showed that with a moderate increase of 1.0 °C in SST, survival in the three studied populations would decrease dramatically. This study highlights that impacts on tropical and subtropical top predators under moderate scenarios of climate change can be as devastating as in polar regions.

## **Keywords**

Capture-mark-recapture, Demography, Environmental variables,  
IPCC emission scenario, Sea surface temperature

## Introduction

Climate change has and will continue to have profound and varied consequences for marine ecosystems. Since the end of the 20<sup>th</sup> century, the rate of ocean warming has more than doubled; marine heatwaves have doubled in frequency and have become more intense and extensive; and even the chemical composition of most water masses has changed through surface acidification and losses of oxygen in the upper parts of the oceanic column (IPCC 2019).

These oceanic changes produce shifts in the abundance, phenology, distribution and dispersion of marine organisms that are often transmitted by a cascading effect from primary producers to top predators (Doney et al. 2012). In this context, some species or populations can benefit from the new conditions (e.g., reduced predation or competition) while for others, the consequences can be detrimental, with reduced survival and reproduction rates among other impacts (Doney et al. 2012). Some environmental variables, such as sea surface temperature (SST), wind intensity or other integrative climatic proxies (e.g., the North Atlantic Oscillation [NAO] index and the Southern Oscillation Index [SOI]) have been shown to affect the survival and demography of many marine top predators, mostly due to indirect trophic effects (Jenouvrier et al. 2003, Trathan et al. 2007, Frederiksen et al. 2008, Guéry et al. 2017)

To secure optimal conditions throughout their annual cycle (both climatic and trophic) and to reduce year-round environmental heterogeneity, wild fauna inhabiting high-seasonality ecosystems at mid-high latitudes often migrate (Dingle 1996). Thus, migrants face different environmental conditions at breeding and non-breeding areas (Newton 2010). In the case of species with high breeding-site fidelity, individuals are forced to confront the environmental conditions in their breeding areas (Coulson 2016), while they may select the environmental conditions they face during the non-breeding season, either by changing their non-breeding areas or by performing facultative migrations (Newton 2010). Therefore, while assessing climate effects on the demography of those species inhabiting fluctuating ecosystems, it is imperative to consider the different environmental conditions experienced by individuals year-round (e.g., in breeding and non-breeding seasons).

Several demographic studies have already evaluated the effects of climate change on migratory wildlife inhabiting the vast ocean. However, most of them evaluated these effects in a single population of species with a large distribution (e.g., Hawkes et al. 2007, Barbraud et al. 2011), did not predict future scenarios under climate change (Jenouvrier et al. 2009), and largely focused on polar and subpolar environments (Trathan et al. 2007, Barbraud et al. 2012). Therefore, there is an obvious void of knowledge on the past, current and future impacts of climate change on tropical and subtropical seas, despite some evidence suggesting that these areas will experience the earliest emergence of historically unprecedented climates (Mora et al. 2013).

Migratory seabirds are the ideal organism to monitor the impact of climate change in the marine ecosystem: they are at or near the top of the marine food chains and reflect the changes produced at lower levels (Lescroël et al. 2016); they are easy to monitor (Hazen et al. 2019); and their different distributions during the breeding and non-breeding seasons allow comparisons of climate change effects in different regions.

Here, we evaluated the effect of environmental conditions on the demography of a partial migrant and pantropical oceanic seabird, Bulwer's petrel (*Bulweria bulwerii*), monitored in three populations spread across a tropical-subtropical gradient in the NE Atlantic Ocean. As a previous step, we first evaluated whether adult survival probability of Bulwer's petrel varied by colony, time (years) and sex. Subsequently, we evaluated the effects of several proxies of environmental characteristics (through NAO, SOI, SST and wind speed) observed during the breeding and non-breeding seasons. Finally, we predicted the variations in survival in each Bulwer's petrel population under a stringent mitigation scenario of climate change (i.e., low greenhouse gas concentration trajectory [RCP2.6]; IPCC 2014).

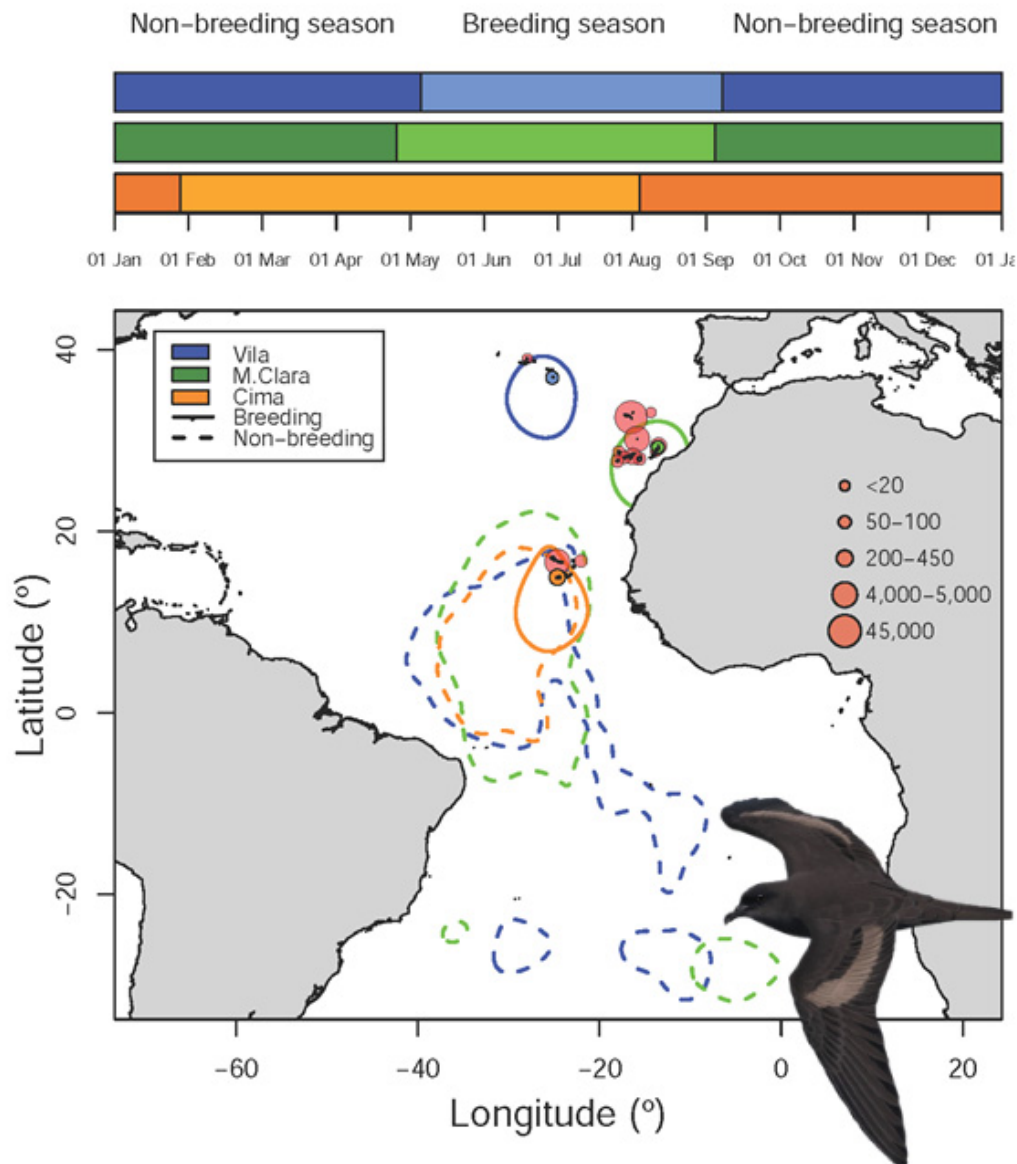
Given that SST was key in the habitat modeling of Bulwer's petrel distribution year-round (Ramos et al. 2015), we hypothesized that this parameter would have an important influence on the survival probability of this species and, as reported for other seabirds (Jenouvrier et al. 2003, Ramos et al. 2012), we expected a negative relationship between SST and survival. Since Bulwer's petrel shows high breeding-site fidelity but can hypothetically be more flexible in choosing non-breeding areas according to environmental conditions, we anticipated a higher impact of SST during breeding compared to the non-breeding season. We foresaw a decline in survival probabilities of the three populations under the aforementioned climate change scenario (i.e., an increase between 0.5 and 1.0 °C in average SST in the Atlantic Ocean by the end of the 21<sup>st</sup> century; IPCC 2014).

## Materials and methods

### Species and study populations

Bulwer's petrel is a small (*ca* 95 g) and long-lived burrow/cavity-nesting Procellariiforme. In the Atlantic Ocean, it breeds on small islets and islands throughout all Macaronesian archipelagos (Brooke 2004; Table 1). Bulwer's petrel is usually considered a pantropical species, although some populations in the Atlantic Ocean would be better described as subtropical (e.g., Canary islands) or even at the edge of the subtropical/temperate zones (e.g. Azores). Like all Procellariiform species, it is socially monogamous, lays a single egg per breeding attempt, and incubation and chick-rearing are carried out by both sexes (Brooke 2004). Chicks fledge at two months of age and return to the colonies from two-years-old onwards (Warham 1990, Brooke 2004). However, the average age at first breeding is six years (Brooke 2004). Almost half of the individuals from the Azores and Canary Islands migrate to the South Atlantic, while the remaining individuals from these archipelagos and all birds from Cabo Verde spend the non-breeding season in the Central Atlantic. This migration pattern (known as 'leapfrog migration') is suggested to result from different habitat preferences between northern and southern populations (Ramos et al. 2015).

Fieldwork was carried out in three different populations of the Macaronesian archipelagos (Figure 1), from North to South: Vila Islet (hereafter Vila, Azores archipelago; 36°55' N, 25°10' W; *ca* 50 breeding pairs; Ramírez et al. 2009; J. Bried unpublished data), Montaña Clara Islet (hereafter M.Clara, Canary Islands; 29°18' N, 24°38' W; <100 breeding pairs; Cruz-Flores et al. 2019) and Cima Islet (hereafter Cima, Cabo Verde archipelago; 14°58' N, 24°38' W; 450 breeding pairs; T. Militão & J. González-Solís unpublished data; Table 1).



**Figure 1.** Bulwer's petrel populations in the Atlantic Ocean are represented with circles whose area symbolize the number of breeding pairs (determined using data from the literature specified in Table 1). Contours of the 50% kernel utilization distribution during the breeding (continuous lines) and non-breeding seasons (dashed lines) based on our own GLS data are shown. Horizontal bars at the top show the phenology and duration of the breeding (light colors) and the non-breeding season (dark colors). Data for Vila, M.Clara and Cima islets are represented in blue, green and orange, respectively; and the other Bulwer's petrel populations in red. Drawing by courtesy of Sergi Torné.

### Capture-mark-recapture sampling strategy

Capture-mark-recapture (CMR) protocols were carried out on the three islets, by ringing each individual with a stainless-steel ring with a unique ID and registering every recapture. When constructing the dataset, we did not consider birds captured on the open ground on the islets or captured with mist nets, since during our previous analyses and in other studies using related species, most of the individuals captured using mist nets were transients. Therefore, we only used data from birds captured in their burrows, which represent a total of 2,058 encounters from the three study colonies: Vila ( $n=261$  adults, data from 2007-2012 and 2016), M.Clara ( $n=416$ , 2010-2018) and Cima ( $n=418$ , 2010-2018). Several birds were sexed molecularly, following Fridolfsson & Ellegren (1999): 46 males and 45 females on Vila, 46 males and 24 females on M.Clara, and 14 males and 13 females on Cima.

**Table 1.** Bulwer's petrel breeding population census and estimates throughout the Atlantic Ocean.

Island/Islet	Belonging to	Archipelago/Region	Country	Latitude	Longitude	Breeding pairs	References
Vila	Santa Maria Island	Azores		36.94	-25.17	~50	Ramirez et al. 2008; J. Bried unpublished data
Baixo	Graciosa Island			39.00	-27.94	20	Pipa 2017. BirdLife website.
Porto Santo	-	Madeira Islands	Portugal	33.07	-14.33	Small population	Ramirez et al. 2008
Desertas Islands		Autonomous Region of Madeira		32.54	-16.52	45,000	Catry et al. 2015
Selvagem Grande	-	Salvages		30.15	-15.87	5,000	Ramirez et al. 2008
Alegranza				29.40	-13.51	150-200	Rodríguez et al. 2003
Roque del Oeste	Lanzarote Island			29.31	-13.53	<10	Rodríguez et al. 2003
Montaña Clara				29.29	-13.53	<100	Cruz-Flores et al. 2019
La Graciosa				29.26	-13.50	13	Gil-Velasco 2018
Lanzarote	-			29.05	-13.59	<50	Concepción 1992
Lobos	Fuerteventura Island	Canary Islands	Spain	28.75	-13.82	<10	Hernández et al. 1990
Gran Canaria	-			27.96	-15.59	>100	Rodríguez & Navarro 2006
Tenerife	-			28.24	-16.32	>400	Martín & Lorenzo 2001
La Palma	-			28.70	-17.86	<100	Martín & Lorenzo 2001
La Gomera	-			28.12	-17.24	50-100	Martín & Lorenzo 2001
El Hierro	-			27.73	-18.03	Aprox. 100	Martín & Lorenzo 2001
Rabo de Junco	Sal Island			16.73	-22.04	>60	M. Hernández Montero, personal communication
Raso	Desertas Islands	Cabo Verde	Cabo Verde	16.62	-24.64	4,000	V. Paiva, personal communication
Branco				16.61	-24.64	-	Data not found
Grande				14.97	-24.69	-	Data not found
Cima	Rombo Islets			14.97	-24.64	450	T. Militão & J. González-Solís unpublished data



## Tracking data

As Bulwer's petrels may face distinct environmental conditions at their breeding and non-breeding areas, which ultimately may differently affect their survival, we assessed the areas used during both periods by fitting breeding adults with small combined Global Location Sensing loggers (GLS hereafter), leg-mounted with PVC rings over several years (S1 Table in S1 File). The GLS models we used were Mk13, Mk14, and Mk18 from the British Antarctic Survey (BAS; Cambridge, UK), Mk4083 from Biotrack (Wareham, UK) and Intigeo-C65 from Migrate Technology (Cambridge, UK). The GLS weighed from 1 to 2 g, which represents from 0.8% to 2.4% of the body mass of a Bulwer's petrel (range: 83-132 g, authors' unpublished data). GLS data were processed as explained in S1 File and we defined some phenological dates to determine the breeding and non-breeding seasons for each population. We defined the non-breeding season as the period between the date of departure from and the date of arrival at the breeding area (see S1 File for details). Generally, the non-breeding season of Vila and M.Clara individuals lasts from September to April, and for Cima individuals it lasts from August to January. The breeding season of each colony was defined as the remaining months (Figure 1).

As a proxy for the core area of the distributions, we calculated the 50% kernel density estimates (KDE) for each colony and for the breeding and non-breeding seasons separately, based on the individuals tracked at each colony (Figure 1). To do so, we used the package 'adehabitatHR' (Calenge 2011) from the R software (R Core Team 2019) and a smoothing parameter (h) value of 1.82, which corresponds to the longitudinal GLS error in degrees (Phillips et al. 2004).

## Environmental data

We evaluated the influence of environmental conditions on survival for each Bulwer's petrel population using four variables that have commonly been found to affect seabird survival: (a) NAO (climatedataguide.ucar.edu), (b) SOI (www.esrl.noaa.gov/psd/data/correlation/soi.data), (c) SST (in °C; oceancolor.gsfc.nasa.gov/cgi/l3) and (d) wind speed (in m/s; marine.copernicus.eu/).

Monthly estimates of NAO and SOI were averaged for each season and year. SST and wind speed estimates were calculated for each colony and season averaging the values (i) that fell within the 50% kernel density estimates (KDE) and (ii) for those months belonging to the breeding or the non-breeding season (described above for each colony; S1 Figure in S2 File). To evaluate whether these variables could have a delayed effect from basal trophic organisms to top predators, we also considered a lagged effect of one year. In addition, for SST we considered a lagged effect between seasons; thus, we combined the 50% KDE from a given season with months of the other season (e.g., 50% KDE from the breeding season with SST values from the non-breeding season). However, for wind speed, we did not consider a lagged effect of one year or a lagged effect between seasons, since we only expected a direct effect of wind speed on Bulwer's petrel survival through an increase in energy demands or a decrease in the foraging efficiency due to turbidity, as was found in other seabird species (Frederiksen et al. 2008).

## CMR models and statistical analyses

We first evaluated whether the general model for single-state data with only time-dependent parameters (Cormack-Jolly-Seber [CJS] model) could be an acceptable starting point for our dataset. To do so, we carried out a standard goodness-of-fit (GOF) tests using U-CARE 2.3.4 software (Choquet et al. 2009a).

Second, we determined if survival probabilities varied by colony, time (years) and sex, and if these probabilities were influenced by the environment. We considered that the individuals that had not been sexed were a mixture of 50% males and 50% females as explained in S3 File. We further considered that at any time an individual was in one of three states: alive male, alive female or dead (see S3 File). We modeled the survival ( $\Phi$ , probability that an individual alive at Year  $t$  survives until Year  $t+1$ ) as either constant (c), conditioned on colony, time or sex, or some interaction of these. Also, when modeling survival, we considered as covariates the environmental variables referred to above, during both the breeding and non-breeding seasons (S2 Figure in S2 File). Regarding the detection process, we considered the alternative events of being or not being detected with some capture probability (p, probability that a petrel alive and present at the breeding colony at Year  $t$  is captured during Year  $t$ ; see S3 File). We started modeling capture probabilities as depending on colony and time. This allowed us to fix to zero the capture probabilities in the years and places where there had been no visits. Additive and interactive sex effect were considered when estimating survival and capture probabilities. Finally, we calculated the average survival probability over the survey years (geometric mean) for each colony and sex. The average survival probabilities obtained were in turn averaged (arithmetic mean) to provide a unique value for the species.

CMR models were run using E-SURGE 2.1.4 (Choquet et al. 2009b), and model selection was based on the Akaike Information Criterion corrected for overdispersion and small sample sizes (QAICc; Burnham & Anderson 2002). The model with the lowest QAICc has the best compromise between bias and variance (Burnham et al. 2011). In addition, Akaike weights were calculated as an index of the relative plausibility of each model (Wagenmakers & Farrell 2004). Finally, to evaluate the relevance of the environmental covariate from the best model, we calculated the proportion of deviance (Dev) explained by this covariate following Grosbois et al. (2008) as:

$$R_{Dev}^2 = \frac{\text{Dev}(\text{Mcst}) - \text{Dev}(\text{Mco})}{\text{Dev}(\text{Mcst}) - \text{Dev}(\text{Mt})}$$

Mcst, Mco and Mt being models with constant, covariate and time effect, respectively.

## Climate change effects

We used the regression functions of the best model to determine the trend in survival for the three Bulwer's petrel populations based on multi-model mean projections for 2081–2100 relative to 1986–2005 under a scenario with low greenhouse gas concentration trajectory (RCP2.6; IPCC 2014).

## Results

### GOF test results

The overall GOF test for the CJS model was not significant making it an acceptable point of reference for further models (S1 Table in S3 File).

### Best-supported model

In the best-supported model, capture probabilities varied among colonies and years and were higher for males than for females (Model 27 in Table 2; S1 Figure in S3 File). Survival probabilities varied among sexes (it was always higher in males than in females), colonies and years (S2 Figure in S3 File). Survival geometric means for males and females, respectively, were  $0.868 \pm 0.000$  and  $0.809 \pm 0.000$  on Vila (n=6 years, from 2008 to 2012 and 2016),  $0.774 \pm 0.000$  and  $0.686 \pm 0.000$  on M.Clara (n=8 years, from 2011 to 2018), and  $0.802 \pm 0.000$  and  $0.725 \pm 0.000$  on Cima (n=8 years, from 2011 to 2018). The survival probability at the species level (i.e., the arithmetic mean calculated based on the six mean survival probabilities for each sex and colony) was  $0.777 \pm 0.000$ .

Survival probabilities were negatively related to the SST experienced during the previous breeding seasons (i.e.,  $SST_{br} K_{br}$ ). An increase in the SST values in a given breeding area and season (at Year  $t$ ) was reflected in a decrease in the survival probability at that colony in the subsequent breeding season (at Year  $t+1$ ; see Table 3 and Figure 2 in continuous lines). This influence of the SST values in Bulwer's petrel survival probabilities was relevant as this variable explained 67% of the total deviance. Furthermore, the influence of SST on survival slightly varied among colonies: for the same increase in SST, the survival probability decrease less intensely for Vila and more intensely for M.Clara (see Table 3 and Figure 2).

### Climate change effects

Under the RCP2.6 climate change scenario, survival probabilities of Bulwer's petrel on M.Clara and Cima were close to zero ( $0.1670 \pm 0.002$  and  $0.112 \pm 0.002$  for males and females of M.Clara, respectively, and  $0.190 \pm 0.001$  and  $0.129 \pm 0.001$  for males and females of Cima, respectively; see Figure 2 in dashed lines) when SST reached one degree above the maximum value of average temperature for each breeding season of the study period (i.e., 22.0 and 26.3 °C for M.Clara and Cima, respectively). Remarkably, survival probabilities on Vila decreased more slowly than for M.Clara and Cima until reaching  $0.502 \pm 0.001$  and  $0.388 \pm 0.001$  for males and females, respectively, when considering one degree above the maximum value of average temperature for each breeding season (22.8 °C; Figure 2 in dashed lines).

**Table 2.** Results of capture-mark-recapture models for Bulwer's petrel at three colonies (Vila, M.Clara and Cima) situated along a latitudinal gradient in the Atlantic Ocean. Survival ( $\Phi$ ) and capture probabilities ( $p$ ) were modeled by colony, time (years) and sex, with and without environmental variables. Models started with capture probabilities with respect to colony and time (colony\*time), in order to set years without data for each colony. Finally, we modeled capture probabilities from the model with the lowest QAICc obtained when modeling survival probabilities. Within each group of models, models are provided with QAICc values in ascending order.

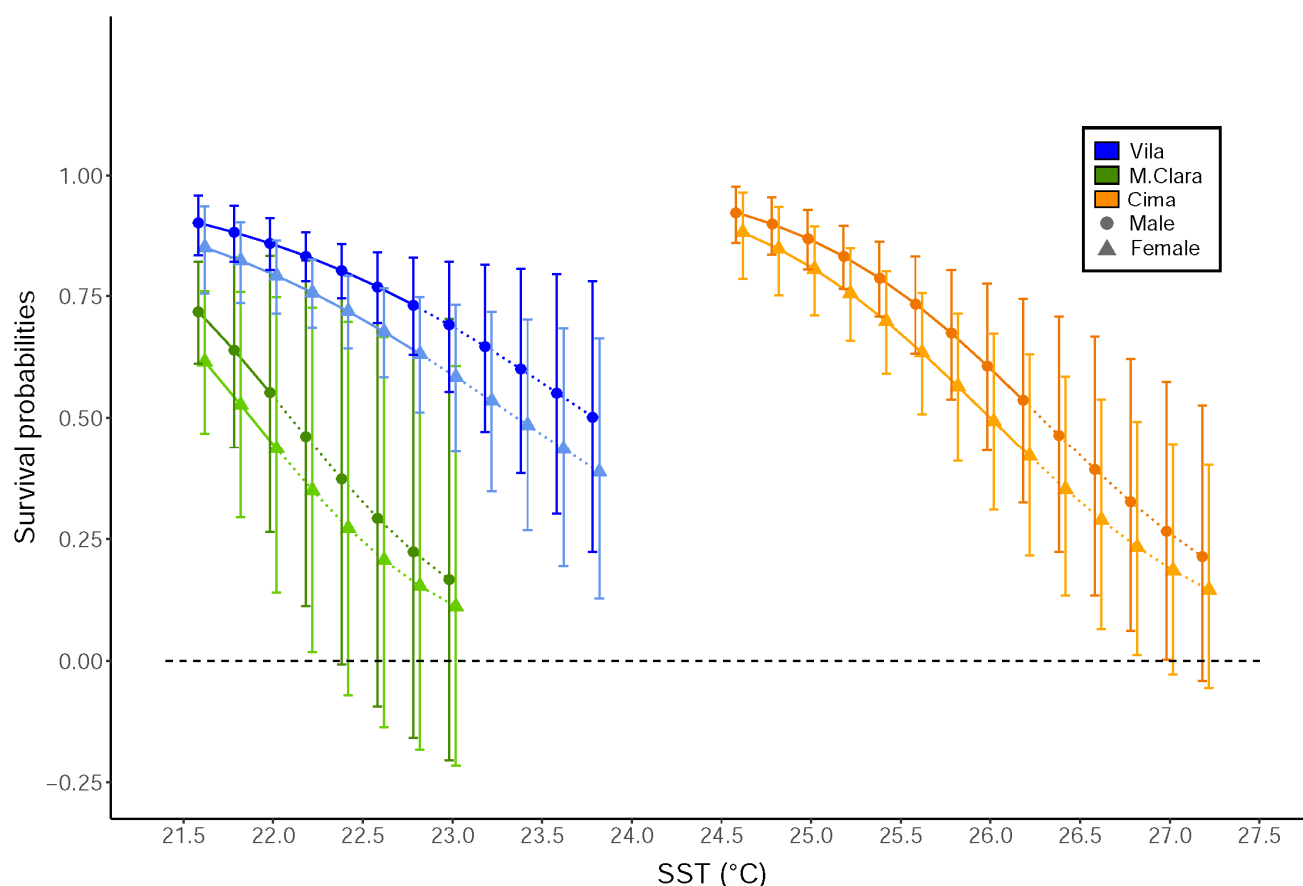
		np	Dev	QAICc	$\Delta$ QAICc	Weight	$R^2_{Dev}$
<b>Modeling survival probabilities (<math>\Phi</math>):</b>							
<b>Without environmental variables:</b>							
1.	$\Phi(\text{sex})$	24	3387.1	3435.7	14.2	0.00	
2.	$\Phi(\text{sex}*\text{colony})$	28	3383.7	3440.5	19.0	0.00	
3.	$\Phi(\text{sex}*\text{time})$	43	3360.7	3448.5	27.1	0.00	
4.	$\Phi(c)$	23	3404.0	3450.5	29.1	0.00	
5.	$\Phi(\text{colony})$	25	3402.4	3453.1	31.6	0.00	
6.	$\Phi(\text{time})$	32	3389.3	3454.3	32.9	0.00	
<b>With environmental variables:</b>							
<b>North Atlantic Oscillation (NAO)</b>							
7.	$\Phi(\text{sex}+\text{colony}*\text{time}*\text{NAO}_{br})$	29	3375.3	3434.2	12.7	0.00	
8.	$\Phi(\text{sex}+\text{colony}*\text{time}*\text{NAO}_{n-br})$	29	3380.5	3439.4	17.9	0.00	
9.	$\Phi(\text{sex}+\text{colony}*\text{time}*\text{NAO}_{n-br1})$	29	3383.2	3442.0	20.6	0.00	
10.	$\Phi(\text{sex}+\text{colony}*\text{time}*\text{NAO}_{br1})$	29	3383.9	3442.7	21.3	0.00	
<b>South Oscillation Index (SOI)</b>							
11.	$\Phi(\text{sex}+\text{colony}*\text{time}*\text{SOI}_{n-br1})$	29	3381.4	3440.3	18.8	0.00	
12.	$\Phi(\text{sex}+\text{colony}*\text{time}*\text{SOI}_{n-br})$	29	3381.7	3440.6	19.1	0.00	
13.	$\Phi(\text{sex}+\text{colony}*\text{time}*\text{SOI}_{br1})$	29	3382.9	3441.8	20.3	0.00	
14.	$\Phi(\text{sex}+\text{colony}*\text{time}*\text{SOI}_{br})$	29	3383.2	3442.1	20.6	0.00	

Table 2. Continuation.

		np	Dev	QAICc	ΔQAICc	Weight	R <sup>2</sup> Dev
Wind speed							
15.	$\Phi(\text{sex}+\text{colony}*\text{time}*\text{Wind}_{\text{br}} K_{\text{br}})$	31	3373.6	3436.5	15.1	0.00	
16.	$\Phi(\text{sex}+\text{colony}*\text{time}*\text{Wind}_{\text{n-br}} K_{\text{n-br}})$	33	3379.4	3446.5	25.1	0.00	
Sea Surface Temperature (SST)							
17.	$\Phi(\text{sex}+\text{colony}*\text{time}*\text{SST}_{\text{br}} K_{\text{br}})$	29	3366.3	3425.1	3.7	0.14	
18.	$\Phi(\text{sex}+\text{colony}*\text{time}*\text{SST}_{\text{br1}} K_{\text{n-br}})$	29	3374.5	3433.3	11.9	0.00	
19.	$\Phi(\text{sex}*\text{colony}*\text{time}*\text{SST}_{\text{br}} K_{\text{br}})$	34	3365.5	3434.6	13.2	0.00	
20.	$\Phi(\text{sex}+\text{colony}*\text{time}*\text{SST}_{\text{br1}} K_{\text{br}})$	29	3376.5	3435.4	13.9	0.00	
21.	$\Phi(\text{sex}+\text{colony}*\text{time}*\text{SST}_{\text{br}} K_{\text{n-br}})$	29	3376.6	3435.5	14.0	0.00	
22.	$\Phi(\text{colony}*\text{time}*\text{SST}_{\text{br}} K_{\text{br}})$	28	3382.3	3439.1	17.7	0.00	
23.	$\Phi(\text{sex}+\text{colony}*\text{time}*\text{SST}_{\text{n-br}} K_{\text{n-br}})$	29	3380.5	3439.4	17.9	0.00	
24.	$\Phi(\text{sex}+\text{colony}*\text{time}*\text{SST}_{\text{n-br1}} K_{\text{br}})$	29	3381.5	3440.3	18.9	0.00	
25.	$\Phi(\text{sex}+\text{colony}*\text{time}*\text{SST}_{\text{n-br}} K_{\text{br}})$	29	3381.5	3440.4	18.9	0.00	
26.	$\Phi(\text{sex}*\text{colony}*\text{time}*\text{SST}_{\text{n-br1}} K_{\text{n-br}})$	29	3384.5	3443.3	21.9	0.00	
Modeling capture probabilities (p):							
27.	$\Phi(\text{sex}+\text{colony}*\text{time}*\text{SST}_{\text{br}} K_{\text{br}})$	30	3360.5	3421.5	0.0	0.86	0.67
28.	$\Phi(\text{sex}+\text{colony}*\text{time}*\text{SST}_{\text{br}} K_{\text{br}})$	51	3334.9	3439.6	18.1	0.00	

Variable effects were tested for the breeding ( $\text{K}_{\text{br}}$ ) or non-breeding season ( $\text{K}_{\text{n-br}}$ ), and without or with a time lag of one year ( $\text{c}$ ). For wind speed and SST, we specified if the data belong to the 50% Kernel utilization distribution during the breeding ( $\text{K}_{\text{br}}$ ) or non-breeding season ( $\text{K}_{\text{n-br}}$ ). Additive effects (+) or interactions (\*) were considered. (c) is constant; 'np' number of estimated parameters; 'Dev' deviance; 'QAICc' quasi-likelihood Akaike information criterion values for overdispersion and small samples; 'ΔQAICc' difference between a specific model and the model with the lowest QAICc value (in bold). Weight is the probability that a model is the expected best model based on QAICc.  $R^2_{\text{Dev}}$  is the proportion of the variation in survival explained by the covariate, and was calculated with the constant  $[\Phi(\text{sex}+\text{colony}*\text{c}) p(\text{sex}+\text{colony}*\text{time})]$  and temporal model  $[\Phi(\text{sex}+\text{colony}*\text{time}) p(\text{sex}+\text{colony}*\text{time})]$ ; see Grosbois *et al.* (2008) for test details.





**Figure 2.** Relationships between survival probabilities ( $\pm$  IC 95%) and the Sea Surface Temperature (SST,  $^{\circ}\text{C}$ ) at the breeding areas for the Bulwer's petrels from Vila, M.Clara and Cima islets in blue, green and orange, respectively. Survival probabilities were inferred from the regression functions obtained from the best supported model (Table 3), for those SST values between the minimum and maximum values of the set of averaged SST breeding season values calculated for each year and colony (continuous lines). Based on climate change projections under a RCP2.6 scenario (IPCC 2014), we inferred the survival for those SST values between the maximum mentioned above and one degree Celsius higher (dashed lines). To calculate IC 95% values, we calculated a set of survival probabilities using the equation  $\text{logit}\Phi = \text{intercept} - \text{slope} * \text{SST}$ , where pair of intercepts and slopes for each sex and colony were generated randomly 10,000 times from a multivariate normal distribution using as means the intercepts and slopes for each sex and colony obtained from the best model in Table 2, and their covariance-variance matrix. Finally, we calculated the IC 95% values from the mean and standard deviation of the set of survival probabilities obtained for each SST value. Males and females are represented with dots and triangles, respectively.

**Table 3.** Regression functions for Bulwer's petrel survival for each colony and sex and depending on SST (in  $^{\circ}\text{C}$ ). These functions were obtained from the best model (Model 27:  $\Phi(\text{sex}+\text{colony}*\text{time}*\text{SST}_{\text{br}}, K_{\text{br}})$   $p(\text{sex}+\text{colony}*\text{time})$ , in Table 2).

Colony	Sex	Regression function
Vila	Males	$\text{logit}\Phi = 23.7 - 1.0 * \text{SST}$
	Females	$\text{logit}\Phi = 23.3 - 1.0 * \text{SST}$
M.Clara	Males	$\text{logit}\Phi = 40.2 - 1.8 * \text{SST}$
	Females	$\text{logit}\Phi = 39.7 - 1.8 * \text{SST}$
Cima	Males	$\text{logit}\Phi = 38.1 - 1.5 * \text{SST}$
	Females	$\text{logit}\Phi = 37.7 - 1.5 * \text{SST}$

## Discussion

To our knowledge, this is the first study to evaluate the demographic responses to climate change of several populations of a marine top predator breeding at tropical and subtropical latitudes. This approach has allowed us to identify interpopulation dissimilarities in the effect of the environment on survival that are likely due to differences in climate variability tolerance linked to latitude and/or due to differences in population density. In this sense, this study highlights the importance of evaluating the demography of a given species through its whole latitudinal distribution when studying climate change impacts.

### Effect of the breeding area SST on survival

Following our expectations, the most influential environmental variable on the survival of Bulwer's petrel was SST (estimated for the breeding area and season), without a lag effect. This variable correlated negatively with survival at each of our three study localities (Table 3, Figure 2). Previous demographic studies reported an indirect and delayed negative effect of SST on the survival of other seabird species through interactions within the food chain (e.g., Ramos et al. 2012). Similarly, our result is likely to be linked to food availability during the breeding season, and not to reflect a direct effect of temperature *per se* on Bulwer's petrel survival. SST has been identified as the variable contributing the most to shaping myctophid species composition in open waters (Olivar et al. 2016), a taxon that is a key prey in the Bulwer's petrel diet (Neves et al. 2011, Waap et al. 2017, Cruz-Flores et al. 2019). In addition, due to the absence of a lag effect, we can rule out the possibility that the effect of SST is transmitted from the base of the trophic chain to top predators (i.e., Bulwer's petrel). This highlights the value of Bulwer's petrel as a sentinel of the state of the oceanic environment, where rapid monitoring is required (Hazen et al. 2019). Thus, although our study did not measure prey availability, it is reasonable to infer that the cause of the decline in Bulwer's petrel survival when SST increases is a direct effect on the availability of Bulwer's petrel's prey.

As expected, the variable explaining the highest proportion of variability in Bulwer's petrel survival was SST at the breeding area during the breeding season, whereas the effects of SST at the non-breeding area during the non-breeding period were negligible. Since breeding individuals must behave as central place foragers, they are exposed to the environmental conditions occurring around the colony. Procellariiform species show quasi-absolute fidelity to their colonies even under unfavorable conditions (Igual et al. 2007), as well as high nest-site fidelity (Brooke 2004); thus, their breeding areas remain alike even when environmental conditions worsen. On the contrary, during the non-breeding season, they may have more flexibility to change their non-breeding areas in response to unfavorable environmental conditions. In this sense, during the non-breeding period, around half of Bulwer's petrel individuals from the Azores and the Canary Islands migrate to the South Atlantic, and the other half remains in the Central Atlantic with the individuals from Cabo Verde (Ramos et al. 2015). Ramos *et al.* (2015) concluded that this particular migration pattern (partial leapfrog migration) mirrors differences in habitat preference between northern and southern Bulwer's petrel populations, and differences in prey availability between the Central and South Atlantic.

The differential effects of SST (experienced during the breeding season) on survival among populations, less pronounced for Vila and more pronounced for M.Clara, may result from differences in climate variability among geographic regions or in colony densities. Typically, tropical species are accustomed to narrow environmental variances (Barron 1995), and tropical endotherms even tend to have a narrower thermoneutral zone than those inhabiting temperate zones (Buckley et al. 2012). Thus, Bulwer's petrels from Cima and M.Clara, which breed at tropical and subtropical latitudes, respectively, may be more affected than their conspecifics from Vila, at the northern edge of the subtropical zone, given a similar rise in temperature. In addition, density may affect survival when interacting with weather conditions (Portier et al. 1998). For example, a dramatic decline in the survival of blue petrels (*Halobaena caerulea*) was observed at high population densities when environmental conditions deteriorated (Barbraud & Weimerskirch 2003). In line with the results of Barbraud & Weimerskirch (2003), the increase in SST affected survival less severely in the Azores, where small population size suggests the existence of a weak intraspecific competition, than in the two other archipelagos (Canary and Cabo Verde archipelagos), which hold much larger populations (see Tables 1 and 3 and Figure 2). In addition, the Canary Islands are located very close to the Madeira and Salvage archipelagos, which hold the largest Bulwer's petrel populations from Macaronesia (Table 1). Therefore, intraspecific competition in this area may be higher than in other locations.

### **Bulwer's petrel under a climate change scenario**

Under the predictions of future climate change, Bulwer's petrel may experience a substantial decrease in survival throughout its Atlantic distribution range (Figure 2). This decrease could be mitigated if the species were able to overcome diverse challenges. To cope with the reduction in prey availability due to an increase in SST, Bulwer's petrels could switch their diet to new prey or travel further and spend more energy to forage, as was found in little auks (*Alle alle*; Grémillet et al. 2012). However, this extra effort could decrease individual fitness or parental investment (Navarro & González-Solís 2007). Also, Bulwer's petrels could adjust their breeding phenology to match the period of highest prey abundance or shift their distribution to higher latitudes where environmental conditions may become more suitable, as reported for many species including some Procellariiformes (Chen et al. 2011). The latter may be possible for the non-breeding distribution, as was found for Balearic shearwaters (*Puffinus mauretanicus*) in the northeast Atlantic (Luczak et al. 2011), but it is unlikely to apply for the breeding distribution due to the high philopatry and extreme fidelity of adult Procellariiformes to their breeding colonies (Brooke 2004, Coulson 2016). Furthermore, in the case of the Atlantic, available breeding sites for Bulwer's petrels are limited to the scarce number of extant oceanic archipelagos. Regardless of the localities where Bulwer's petrels may establish new populations, they could be exposed to new interactions of competition and predation. Otherwise, if the species fails to adapt, the decrease in survival would lead to its extinction.

Finally, it is important to note that the trends in survival found in this study could be more pronounced under a climate change scenario using a trajectory of high greenhouse gas concentration (e.g., RCP8.5; IPCC 2014). The future and pessimistic scenario we have set out for Bulwer's petrel could be analogous for other oceanic species with similar requirements and distribution. This study highlights that climate change impacts on tropical and subtropical top predators can be as devastating as for polar predators.

## References

- Barbraud C, Rivalan P, Inchausti P, Nevoux M, Rolland V, Weimerskirch H (2011) Contrasted demographic responses facing future climate change in Southern Ocean seabirds. *J Anim Ecol* 80:89–100.
- Barbraud C, Rolland V, Jenouvrier S, Nevoux M, Delord K, Weimerskirch H (2012) Effects of climate change and fisheries bycatch on Southern Ocean seabirds: a review. *Mar Ecol Prog Ser* 454:285–307.
- Barbraud C, Weimerskirch H (2003) Climate and density shape population dynamics of a marine top predator. *Proc R Soc B Biol Sci* 270:2111–2116.
- Barron EJ (1995) Tropical climate stability and implications for the distribution of life. In: *Effects of Past Global Change on Life*, National R.
- Brooke M (2004) Albatrosses and petrels across the world. Oxford University Press, Oxford.
- Buckley LB, Hurlbert AH, Jetz W (2012) Broad-scale ecological implications of ectothermy and endothermy in changing environments. *Glob Ecol Biogeogr* 21:873–885.
- Burnham KP, Anderson DR (2002) Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach, 2nd ed. Springer, New York.
- Burnham KP, Anderson DR, Huyvaert KP (2011) AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: Some background, observations, and comparisons. *Behav Ecol Sociobiol* 65:23–35.
- Calenge C (2011) Home Range Estimation in R : the adehabitatHR Package. *R vignette*:1–61.
- Catry P, Dias M, Catry T, Pedro P, Tenreiro T, Menezes D (2015) Bulwer's petrels breeding numbers on the Desertas Islands (Madeira): improved estimates indicate the NE Atlantic population to be much larger than previously thought. *Airo* 14:10–14.
- Chen I-C, Hill JK, Ohlemuller R, Roy DB, Thomas CD (2011) Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. *Science* (80- ) 333:1024–1026.
- Choquet R, Lebreton JD, Gimenez O, Reboulet AM, Pradel R (2009a) U-CARE: Utilities for performing goodness of fit tests and manipulating CAPture-REcapture data. *Ecography (Cop)* 32:1071–1074.
- Choquet R, Rouan L, Pradel R (2009b) Program E-SURGE: A software application for fitting multievent models.
- Concepción D (1992) Avifauna del Parque Nacional de Timanfaya. Censo y Análisis. Red de Parques Nacionales, Icona, Madrid. 57–67.
- Coulson JC (2016) A Review of philopatry in seabirds and comparisons with other waterbird species. *Waterbirds* 39:229–240.
- Cruz-Flores M, Ramos R, Sardá-Serra M, López-Souto S, Militão T, González-Solís J (2019) Migración y ecología espacial de la población española de petrel de Bulwer. Monografía nº 4 del programa Migra. SEO/BirdLife (ed) Madrid.
- Dingle H (1996) Migration: the biology of life on the move. Oxford University Press, New York.
- Doney SC, Ruckelshaus M, Duffy JE, Barry JP, Chan F, English CA, Galindo HM, Grebmeier JM, Hollowed AB, Knowlton N, Polovina J, Rabalais NN, Sydeman WJ, Talley LD (2012) Climate change impacts on marine ecosystems. *Ann Rev Mar Sci*:11–37.
- Frederiksen M, Daunt F, Harris MP, Wanless S (2008) The demographic impact of extreme events: stochastic weather drives survival and population dynamics in a long-lived seabird. *J Anim Ecol* 77:1020–1029.

- Fridolfsson A-K, Ellegren H (1999) A simple and universal method for molecular sexing of non-ratite birds. *J Avian Biol* 30:116–121.
- Gil-Velasco M (2018) Proyecto piloto de monitorización de aves marinas en Canarias en el marco de MISTIC SEAS II. Informe parcial 3º. Información de las campañas de junio a octubre del segundo año, reuniones mantenidas y acciones de divulgación.
- Grémillet D, Welcker J, Karnovsky NJ, Walkusz W, Hall ME, Fort J, Brown ZW, Speakman JR, Harding AMA (2012) Little auks buffer the impact of current Arctic climate change. *Mar Ecol Prog Ser* 454:197–206.
- Grosbois V, Gimenez O, Gaillard J-M, Pradel R, Barbraud C, Clobert J, Møller AP, Weimerskirch H (2008) Assessing the impact of climate variation on survival in vertebrate populations. *Biol Rev* 83:357–399.
- Guéry L, Descamps S, Pradel R, Hanssen SA, Erikstad KE, Gabrielsen GW, Gilchrist HG, Bêty J (2017) Hidden survival heterogeneity of three Common eider populations in response to climate fluctuations. *J Anim Ecol* 86:683–693.
- Hawkes LA, Broderick AC, Godfrey MH, Godley BJ (2007) Investigating the potential impacts of climate change on a marine turtle population. *Glob Chang Biol* 13:923–932.
- Hazen EL, Abrahms B, Brodie S, Carroll G, Jacox MG, Savoca MS, Scales KL, Sydeman WJ, Bograd SJ (2019) Marine top predators as climate and ecosystem sentinels. *Front Ecol Environ*:1–10.
- Hernández E, Martín A, Nogales M, Quilis V, Delgado G, Trujillo O (1990) Distribution and status of Bulwer's petrel (*Bulweria bulwerii*, Jardine & Selby, 1828) in the Canary Islands. *Bol do Mus Municipal do Funchal* 42:5–16.
- Igual JM, Forero MG, Oro D, Gomez T (2007) Can an introduced predator trigger an evolutionary trap in a colonial seabird? *Biol Conserv* 137:189–196.
- IPCC (2014) Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Geneva, Switzerland.
- IPCC (2019) IPCC, 2019: Summary for Policymakers. In: IPCC Special Report on the ocean and cryosphere in a changing climate.
- Jenouvrier S, Barbraud C, Weimerskirch H (2003) Effects of climate variability on the temporal population dynamics of southern fulmars. *J Anim Ecol* 72:576–587.
- Jenouvrier S, Thibault J-C, Viallefont A, Vidals P, Ristow D, Mougin J-L, Brichetti P, Borg JJ, Bretagnolle V (2009) Global climate patterns explain range-wide synchronicity in survival of a migratory seabird. *Glob Chang Biol* 15:268–279.
- Lescroël A, Mathevet R, Péron C, Authier M, Provost P, Takahashi A, Grémillet D (2016) Seeing the ocean through the eyes of seabirds: A new path for marine conservation? *Mar Policy* 68:212–220.
- Luczak C, Beaugrand G, Jaffré M, Lenoir S (2011) Climate change impact on Balearic shearwater through a trophic cascade. *Biol Lett* 7:702–705.
- Martín A, Lorenzo JA (2001) Aves del Archipiélago Canario. Francisco Lemus, La Laguna (Tenerife).
- Mora C, Frazier AG, Longman RJ, Dacks RS, Walton MM, Tong EJ, Sanchez JJ, Kaiser LR, Stender YO, Anderson JM, Ambrosino CM, Fernandez-Silva I, Giuseffi LM, Giambelluca TW (2013) The projected timing of climate departure from recent variability. *Nature* 502:183–187.



- Navarro J, González-Solís J (2007) Experimental increase of flying costs in a pelagic seabird: effects on foraging strategies, nutritional state and chick condition. *Oecologia* 151:150–160.
- Neves VC, Nolf D, Clarke MR (2011) Diet of Bulwer's petrel (*Bulweria bulwerii*) in the Azores, NE Atlantic. *Waterbirds* 34:357–362.
- Newton I (2010) Bird migration. HarperCollins Publisher, London.
- Olivar MP, González-Gordillo JI, Salat J, Chust G, Cózar A, Hernández-León S, Fernández de Puelles ML, Irigoien X (2016) The contribution of migratory mesopelagic fishes to neuston fish assemblages across the Atlantic, Indian and Pacific Oceans. *Mar Freshw Res* 67:1114–1127.
- Phillips RA, Silk JRD, Croxall JP, Afanasyev V, Briggs DR (2004) Accuracy of geolocation estimates for flying seabirds. *Mar Ecol Prog Ser* 266:265–272.
- Pipa TB website. (no date) BirdLife. The mystery of the seabird that barks like a dog. <https://www.birdlife.org/europe-and-central-asia/news/mystery-seabird-barks-dog> (accessed 7 May 2019)
- Portier, Festa-Bianchet M, C. Gaillard J-M, Jorgenson JT, Yoccoz NG (1998) Effects of density and weather on survival of bighorn sheep lambs (*Ovis canadensis*). *J Zool* 245:271–278.
- R Core Team (2019) R: A language and environment for statistical computing.
- Ramirez I, Geraldes P, Meirinho A, Amorim P, Paiva VH (2008) Áreas Importantes para as Aves Marinhas em Portugal [Important Areas for Seabirds in Portugal]. Projeto LIFE04NAT/PT/000213 - Sociedade Portuguesa Para o Estudo das Aves, Lisboa.
- Ramírez I, Geraldez P, Merinho A, Amorim P, Paiva VH (2009) Áreas Importantes para as Aves Marinhas em Portugal. Sociedade Portuguesa Para o Estudo das Aves, Lisboa.
- Ramos R, Granadeiro JP, Nevoux M, Mougin J-L, Dias MP, Catry P (2012) Combined spatio-temporal impacts of climate and longline fisheries on the survival of a trans-equatorial marine migrant. *PLoS One* 7:1–12.
- Ramos R, Sanz V, Militão T, Bried J, Neves VC, Biscoito M, Phillips RA, Zino F, González-Solís J (2015) Leapfrog migration and habitat preferences of a small oceanic seabird, Bulwer's petrel (*Bulweria bulwerii*). *J Biogeogr* 42:1651–1664.
- Rodríguez B, De León L, Martín A, Alonso J, Nogales M (2003) Status and distribution of breeding seabirds in the northern islets of Lanzarote (Canary Islands). *Atl Seabirds* 5:41–56.
- Rodríguez B, Navarro J (2006) Bulwer's Petrel *Bulweria bulwerii*: a new breeding species to Gran Canaria (Canary Islands). *Alauda* 74:277–278.
- Trathan P, Forcada J, Murphy E. (2007) Environmental forcing and Southern Ocean marine predator populations: effects of climate change and variability. *Philos Trans R Soc B Biol Sci* 362:2351–2365.
- Waap S, Symondson WOC, Granadeiro JP, Alonso H, Serra-Gonçalves C, Dias MP, Catry P (2017) The diet of a nocturnal pelagic predator, the Bulwer's petrel, across the lunar cycle. *Sci Rep* 7:1384.
- Wagenmakers E-J, Farrell S (2004) AIC model selection using Akaike weights. *Psychon Bull Rev* 11:192–196.
- Warham J (1990) The petrels: their ecology and breeding systems. Academic Press, London, UK.

## S1 File. Bird tracking data by Global Location Sensing loggers

We deployed a total of 237 Global Location Sensing loggers (GLS hereafter) at the three study colonies (Table S1). Based on light levels data, GLS provide two positions per day (at local midday and at local midnight) with a mean accuracy  $\pm$  SD of  $186 \pm 114$  km (SDs of  $1.66^\circ$  and  $1.82^\circ$  of latitude and longitude, respectively (Phillips et al. 2004)). We calculated bird positions using BASTrack software (for BAS and Biotrack GLS) and IntiProc (for Migrate Technology GLS). We set a light threshold of 2 and 20 for IntiProc and BASTrack, respectively, as a trade-off between the avoidance of light interferences during the night, and possible dark interferences during the day. We inspected the integrity of the light curve day-by-day to estimate, when necessary, dawn and dusk times. We excluded (i) transitions where the minimum dark period was less than 4 hours, (ii) transitions belonging to the 20 closest days to the equinoxes, when latitude estimation is unreliable and (iii) incubation periods, based on light data recorded by the logger. We applied an iterative forward/backward averaging velocity filter to remove unreliable locations (McConnell et al. 1992), which were those above the 95th percentile of the maximum travel speed of the tracked birds (Austin et al. 2003). We defined the non-breeding season as the period between the date of departure from and the date of arrival at the breeding area, both determined visually using BASTrack software. We set the departure date as the first day the bird locations were outside the cluster of positions frequented during the breeding season, followed by directed movement away from this area. We determined the arrival date as the first day the bird entered that cluster of positions, preceded by a directed movement towards this area. When the date of arrival was impossible to determine visually, we used saltwater immersion data (activity data). BAS and Biotrack GLS loggers registered saltwater immersion every 3 s and stored the number of immersions per 10-min period as a value from 0 (continuously dry) to 200 (continuously wet), and Migrate GLS were programmed to registered saltwater immersion every 6 s and stored the number of immersions per 5-min period as a value from 0 (continuously dry) to 50 (continuously wet). Therefore, if the bird was in dry mode during the whole night, we inferred it was at the colony, inside the burrow.

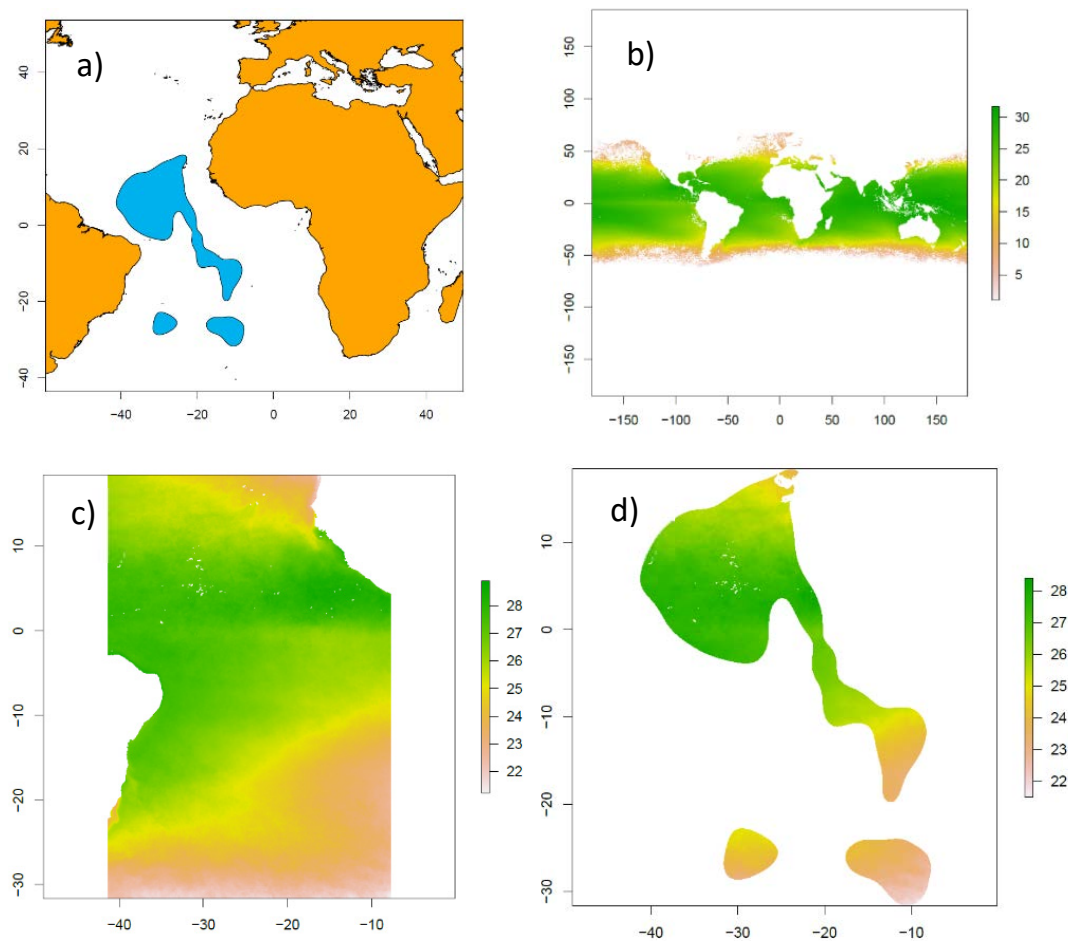
**S1 Table.** Total number of GLS deployed and recovered at each colony, and number of GLS and annual trips used in this study to extract environmental data of the distributions.

Colony	Deployed GLS	Recovered GLS	GLS loggers /annual trips included in the study
Vila	32 (2007-2012)	16 (2008-2013)	14/15
M. Clara	165 (2010-2017)	117 (2011-2018)	94/105
Cima	40 (2010-2011)	20 (2011-2012)	19/20

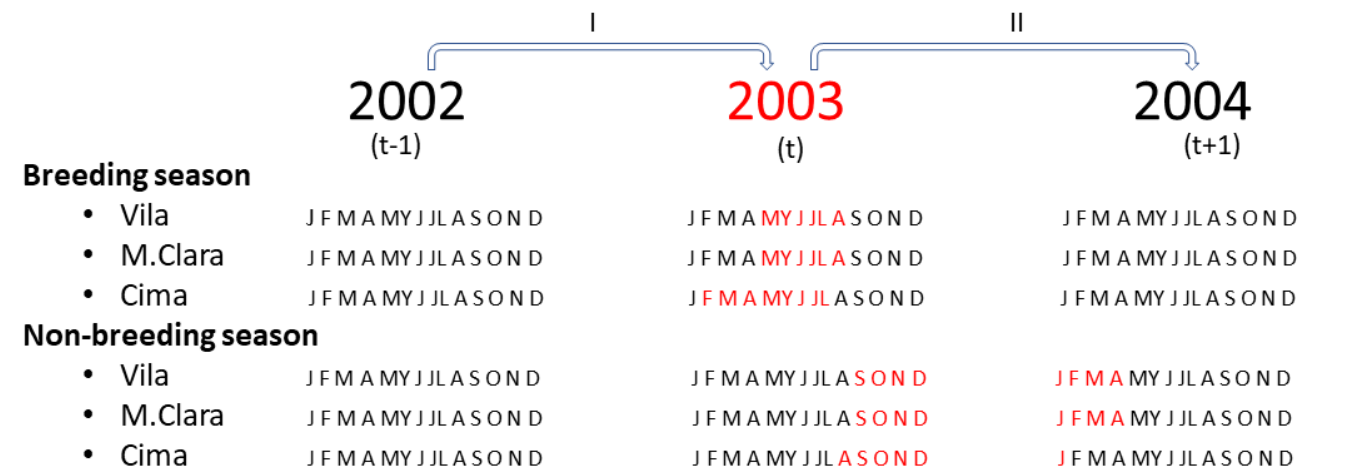
## References

- Austin D, McMillan JI, Bowen WD (2003) A three-stage algorithm for filtering erroneous argos satellite locations. *Mar Mammal Sci* 19:371–383.
- McConnell BJ, Chambers C, Fedak MA (1992) Foraging ecology of southern elephant seals in relation to the bathymetry and productivity of the Southern Ocean. *Antarct Sci* 4:393–398.
- Phillips RA, Silk JRD, Croxall JP, Afanasyev V, Briggs DR (2004) Accuracy of geolocation estimates for flying seabirds. *Mar Ecol Prog Ser* 266:265–272.

S2 File. Environmental variable data



**S1 Figure.** Example of the selection process carried out for raster environmental variables (SST and wind). a) 50% kernel density estimates (KDE) constructed with a smoothing parameter (h) value of 1.82 for the non-breeding season (2007-2012) of the birds from Vila islet, in blue colors; b) mean of SST rasters for the period of months corresponding to the non-breeding season for the birds that breed on Vila islet (i.e. from September to April); c) mean of rasters cropped by the area where the 50% KDE is present; d) new raster created with the same values as in Figure c, but only for the area of the 50% KDE (which acts as “mask”).



**S2 Figure.** Selection of months for the breeding and non-breeding seasons for each colony. In red: months for which environmental values were entered as covariables belonging to Year  $t$ , in order to determine how they can affect survival until Year  $t+1$ . I and II represent transitions among years (i.e., survival).

### S3 File. Model definition, goodness-of-fit (GOF) tests and results

For modelling capture-mark-recapture data, we defined three different possible states: alive male (Am), alive female (Af) and dead (D). The initial probabilities associated with state Am ( $\Pi$ ) and to state Af ( $1-\Pi$ ) represent the proportion of birds encountered in these states when first marked (M0). We defined if our sexed animals belong to the males ( $\Pi$  fixed to 1) or females group ( $\Pi$  fixed to 0) and, having into consideration previous unshown models, we defined the non-sexed group as 50% males and 50% females ( $\Pi$  fixed to 0.5). Animals cannot begin their encounter history in dead state (D).

$$M0 = \begin{array}{ccc} & \mathbf{Am} & \mathbf{Af} & \mathbf{D} \\ \mathbf{Am} & \Pi & 1-\Pi & 0 \end{array}$$

We modeled survival probabilities associated with each state as transitions (M1):

$$M1 = \begin{array}{ccc} & \mathbf{Am} & \mathbf{Af} & \mathbf{D} \\ \mathbf{Am} & \Phi_1 & 0 & 1-\Phi_1 \\ \mathbf{Af} & 0 & \Phi_2 & 1-\Phi_2 \\ \mathbf{D} & 0 & 0 & 1 \end{array}$$

We defined the probability that a bird was encountered by two events, the possibility of being detected (1) or not detected (0; M2):

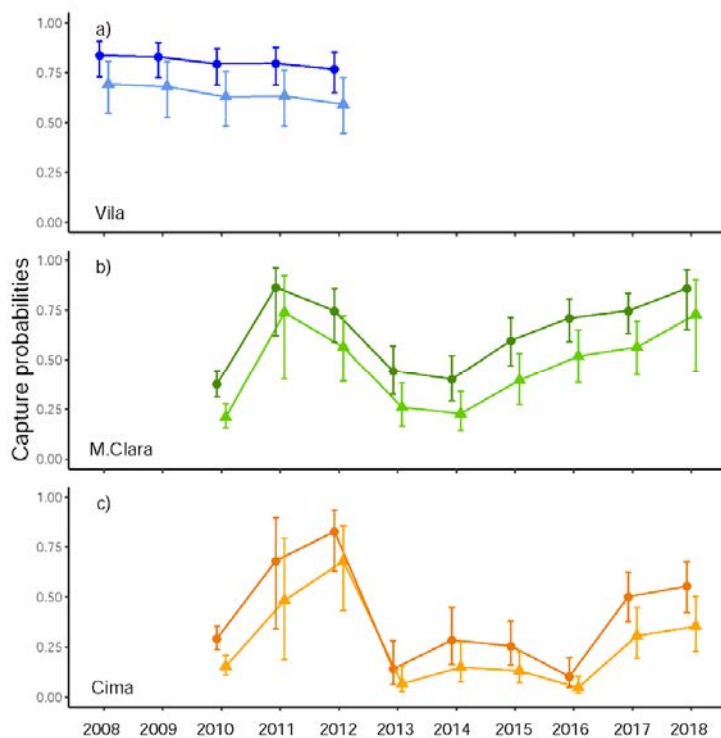
$$M2 = \begin{array}{cc} & \mathbf{0} & \mathbf{1} \\ \mathbf{Am} & 1-p_1 & p_1 \\ \mathbf{Af} & 1-p_2 & p_2 \\ \mathbf{D} & 1 & 0 \end{array}$$

**S1 Table.** Results of goodness-of-fit (GOF) tests for the single-state Cormack-Jolly-Seber (CJS), with colony (Vila, M.Clara and Cima) and sex (non-sexed, males and females) as a group.

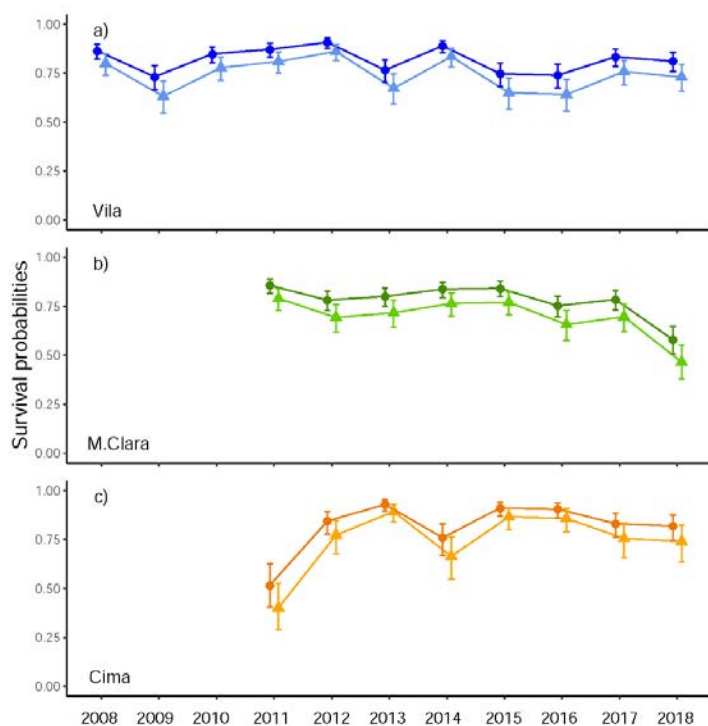
Colony	Sex	Test 3SR			Test 3SM			Test 2CT			Test 2CL			Sum of Tests		
		df	$\chi^2$	P	df	$\chi^2$	P	df	$\chi^2$	P	df	$\chi^2$	P	df	$\chi^2$	P
Vila	Non-sexed	5	6.77	0.24	4	11.15	0.02	4	7.03	0.13	2	2.91	0.23	136	123.68	0.77
	Males	4	1.60	0.81	3	5.06	0.17	4	2.39	0.66	1	0.00	1.00			
	Females	4	0.78	0.94	3	2.57	0.46	4	3.99	0.41	3	1.64	0.65			
M.Clara	Non-sexed	7	17.27	0.02	7	7.23	0.41	6	8.01	0.24	5	4.79	0.44			
	Males	6	1.66	0.95	5	4.00	0.55	6	7.93	0.24	5	1.34	0.93			
	Females	5	1.61	0.90	2	0.00	1.00	3	1.32	0.72	2	0.00	1.00			
Cima	Non-sexed	7	9.25	0.24	5	1.84	0.87	6	2.83	0.83	5	4.26	0.51			
	Males	3	0.00	1.00	2	0.54	0.77	3	0.94	0.82	1	0.00	1.00			
	Females	1	0.71	0.40	1	1.32	0.25	1	0.00	1.00	1	0.94	0.33			

Test 3SR and 3SM evaluate if all individuals present at the same date have equal future prospects whatever their past capture history, while Test 2CT and 2CL evaluate whether they are currently captured or not (Burnham & Anderson 2002). 'df' degrees of freedom; ' $\chi^2$ ' Pearson's chi-squared statistic; 'p' significance of the  $\chi^2$  test.





**S1 Figure.** Capture probabilities (± IC 95%) of Bulwer's petrel adults for (a) Vila, (b) M.Clara and (c) Cima islets over the set of years from the best supported model (Model 27 in Table 2:  $\Phi(\text{sex}+\text{colony}*\text{time}*SST_{br} K_{br}) p(\text{sex}+\text{colony}*\text{time})$ ). Males and females are represented with dots and triangles, respectively.



**S2 Figure.** Survival probabilities (± IC 95%) of adult Bulwer's petrels for (a) Vila, (b) M.Clara and (c) Cima islets over the sampling periods according to the best supported model (Model 27 in Table 2:  $\Phi(\text{sex}+\text{colony}*\text{time}*SST_{br} K_{br}) p(\text{sex}+\text{colony}*\text{time})$ ). Males and females are represented with dots and triangles, respectively.

## References

Burnham KP, Anderson DR (2002) Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach, 2nd ed. Springer, New York







## CAPÍTULO 4



# **BREEDING CONSTRAINS ON THE TROPHIC ECOLOGY OF A SMALL-SIZED, LONG-LIVED SEABIRD, THE BULWER'S PETREL**

## **Abstract**

The breeding is one of the most energetic demanding activities of wildlife lifecycle, and parental care implies in many cases an increase in energy expenditure or changes in habitat or diet, among others. In long-lived species, breeding adults invest a lot of parental care in each offspring, but never compromise their own survival and future reproduction. In the case of seabirds, differences in parental care during incubation and chick rearing have been mirrored in differences in diet, foraging trips, activity and habitat use between both periods. However, there is lack of studies evaluating breeding constraints of small-size species and most of studies do not consider failed-at-breeding birds, that can allow a better understanding of the consequences of breeding. In this study, we evaluated in an oceanic species, the Bulwer's petrel from a colony in the Atlantic Ocean, the implications of parental care at foraging distribution, activity and trophic level, having into consideration breeders during incubation and chick rearing, and failed-at-breeding adults. Our results show that adults at incubation carry out foraging trips significantly higher in distance than birds at chick rearing, probably due to the need of feed chicks frequently. Failed-at-breeding adults rest more time on water notably than adults at incubation and at chick rearing, most likely due to their absence of reproductive duties. Lately, adults at chick rearing are probably feeding on less nutritive prey presumably to keep the most nutritive ones to feed their chicks.

## **Keywords**

Activity, Cost of reproduction, Foraging distribution, Parental care, Trophic niche



## Introduction

Wildlife distributes its resources (i.e., energy) among reproduction, survival and growing, and the strategies it follows to optimize this distribution are key in its Life History (LH; Stearns 1992). The theory of LH predicts that short- and long-lived species cope with trade-offs between reproduction and survival differently. Short-lived species usually present an early age of reproduction and high fecundity which relates inversely to the amount of energy invested per offspring (Stearns 1992, 2000). On the contrary, long-lived species are more likely to delay maturity, and have more reproduction events/attempts with lower fecundity rates, which often plays in favor of self-maintenance and adult survival (Stearns 1992, Bradshaw & McMahon 2008). These species also tend to invest a larger amount of resources/energy per offspring and provide parental care during longer periods than short-lived species do (Gonzalez-Voyer & Kolm 2010).

Parental care is a behavioral and evolutionary strategy adopted by many taxa to enhance offspring quality and survival (Gonzalez-Voyer & Kolm 2010, Klug & Bonsall 2014). In some groups, parental care implies diverse parental behaviors such as selection of a suitable habitat for oviposition, nest building, heating embryos or protecting eggs, and defending and provisioning food after birth (Klug et al. 2012, Smiseth et al. 2012). However, parental care also implies risk-taking (e.g., when egg or offspring attendance rise progenitor predation risk; Shaffer & Formanowicz 1996, Smiseth et al. 2012, Ghalambor et al. 2013), a higher expenditure of energy (e.g., increase of foraging effort to feed offspring; Gillooly & Baylis 1999, Smith & Wootton 2005, Bader & Bednarz 2011), and changes in the habitat used (e.g., to increase the amount of food available or to reduce predation risk; Kosztolányi et al. 2007) among others.

Parental care and its implications in other LH traits have been studied in many seabirds. Several characteristics make seabirds good indicators of the implications of parental care: both parents are coordinated during incubation and chick rearing, allowing comparative studies about parental care among sexes and sizes (Quillfeldt et al. 2004, Tyson et al. 2017, Wojczulanis-Jakubas et al. 2018), and they often forage far from breeding colonies and are forced to transport prey between the feeding areas and the breeding colony for chick provisioning (Ricklefs 1983). Due to the cost of chick feeding, they usually trade-off the energy expenditure by the combination of short trips to obtain food for the chick with less frequent long trips to build up their body reserves, the so-called dual foraging strategy (Weimerskirch 1998, Hamer et al. 2002). For this reason, the period of incubation and feeding chicks imply dissimilarities in energetic requirements, that have been reflected in seabirds as differences in diet (Ojowski et al. 2001, Navarro et al. 2009), foraging trip characteristics (Ojowski et al. 2001, Ito et al. 2010, Sommerfeld & Hennicke 2010), activity (Benvenuti et al. 2002, Sommerfeld & Hennicke 2010), habitat use (Ito et al. 2010, Cecere et al. 2013), and sensitivity to food density changes (Harding et al. 2007) among both periods.

Most research about the implications of breeding at different levels have been carried out on medium and large-size seabirds, in a certain way due to the possibility of being equipped with electronic devices that allow the collection of movement and behavior data (Lescroël et al. 2016). However, no similar studies have been done for small-size species, but the miniaturization of electronic devices in the last decade has opened new possibilities for its study (López-López 2016). In addition, having into consideration failed-at-breeding birds can allow better

understanding of the consequences of breeding in many aspects of wildlife cycles (Pastor-Prieto et al. 2019). In this study, we provide new knowledge about the different constraints that seabirds must face during breeding season depending on their breeding status: breeders at incubation, breeders at chick rearing or birds who failed at reproduction (failed-at-breeding birds hereafter), either during incubation or chick rearing. Specifically, we investigate in a small and oceanic Procellariiforme, Bulwer's petrel, *Bulweria bulwerii*, from a colony in the Atlantic Ocean 1) if it exists differences in foraging ranges and in trip characteristics between incubation and chick-rearing periods (we cannot consider the spatial distribution of failed-at-breeding birds due to the difficulty of recover devices on them); 2) if there are differences in the activity patterns among breeding statuses and 3) if there are differences in trophic niche among breeding statuses, measured through stable isotope analysis (hereafter SIA) of nitrogen ( $\delta^{15}\text{N}$ ) and carbon ( $\delta^{13}\text{C}$ ). We expect larger foraging trips and, therefore, larger foraging ranges for birds during incubation (offshore) than during chick rearing (inshore), since adults must feed chicks frequently. As failed-at-breeding birds do not have reproductive tasks, we expect they have a different activity pattern than adults at incubation and chick rearing (i.e., higher amount of time resting). If the main foraging areas for birds at incubation and chick rearing are enough differentiated among offshore-inshore gradient, we expect differences in their isotopic niche (i.e., more depleted in  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  for animals at incubation as they feed more offshore; Newsome et al. 2007, McMahon et al. 2013).

## Materials and methods

We performed the depuration of data and statistical analyses using R 3.6.1. (R Core Team 2019).

### Study species and sampling strategy

The Bulwer's petrel is a small pelagic Procellariiforme (range: 83-132 g, authors' unpublished data), with a disjointed pan-oceanic distribution in tropical and subtropical waters of the Pacific, Indian and Atlantic Oceans (Brooke 2004, Flood & Fisher 2011). In the latter, it breeds in islands and islets of the Macaronesian archipelagos of Azores, Madeira, Salvages, Canaries and Cape Verde (Flood & Fisher 2011). Adults arrive at the colony from April to May, where they nest in burrows between rounded stones or cracks in volcanic rocks. Bulwer's petrel lays a single egg, and both sexes share breeding tasks of incubation and chick rearing (Brooke 2004). Adults leave the colony from August to October and chicks fledge at two months of age (at the end of September; Brooke 2004, Ramos et al. 2015).

We carried out this study between the breeding season of 2015 and 2018 on Montaña Clara Islet (hereafter M. Clara for brevity), a small islet belonging to the Canary Islands and located in the middle of Bulwer's petrel distribution in the Atlantic. In this islet, Bulwer's petrel population has been estimated around 100 breeding pairs in 2018 (Cruz-Flores et al. 2019).

We fitted Bulwer's petrel breeders with GPS NanoFix from PathTrack (Otley, UK) during the incubation and chick-rearing periods. We fitted several breeding adults with a small light level geolocators (GLS hereafter) leg-mounted with a PVC ring that were recovered during the following breeding seasons at the colony (S1 Table in S1 File). We also took blood samples from chicks and breeding birds caught in their burrows or with mist net, and spontaneous

regurgitates from breeding adults mainly caught with mist net. For breeding adults, we determined the hatching date as concrete as possible, as well as the date of failure at incubation or at chick stage when it occurred. With this information, we determined when a breeder was at incubation, chick rearing or when it was a failed-at-breeding bird.

## GPS programming and processing

We deployed GPSs on several breeding adults during 2017 and 2018 breeding seasons. GPSs were equipped with an external antenna and weigh between 3.0-3.5 g, which represents 2.7- 3.6% of the body mass of a Bulwer's petrel. We attached the GPSs to the four central rectrices using Tesa® tape. We programmed the GPSs to record one position every 15 minutes, which allowed us to record positions for ca. 20 days. We recovered the GPSs when the birds came back to the colony after one or several foraging trips. We could not deploy GPSs on failed-at-breeding birds, due to the difficulty of recover them.

Once we recovered the GPSs and downloaded the data, we split the different foraging trips. To do so we 1) eliminated the positions that fell in the 1.2 km around the colony; 2) we split the trips when the interval between two consecutive position was upper than 15 minutes and the distance to the colony was less than 20 km (to avoid split them in case there was a position missing when the animal was far away from the colony [e.g., due to interferences in the antenna]); and 3) we added the colony location as first and/or last position only for those trips whose first and/or last position was closer than 20 km from the colony.

For each trip, we determined if it was carried out during the incubation or during chick rearing. To do so, we checked if the starting date of the trip was before or after the hatching date determined at fieldwork. For those birds whose hatching date was approximated, we excluded a temporary window of five days before and after this date. In 2017, the hatching date for three animals was calculated from the mean of all nests followed that year (n=21), and we excluded a temporary window of 10 days before and after this date. We calculated the total distance travelled, total duration and maximum distance from the colony for each trip.

## GLS data and processing

We deployed several GLS on Bulwer's petrel adults during the breeding seasons from 2015 to 2018 (S1 Table in S1 File). The GLS models we used were Mk4083 from Biotrack (Wareham, UK) and Intigeo-C65 from Migrate Technology (Cambridge, UK). These models weigh between 1 and 2 g, which represents 0.8% to 2.4% of the body mass of a Bulwer's petrel. Light and activity data (i.e., saltwater immersion) were registered. Biotrack GLS logger registered the activity every 3 s and stored the number of immersions in each 10 min period as a value from 0 (continuously dry) to 200 (continuously wet), and we programmed Migrate geolocators to registered saltwater immersion every 6 s and stored the number of immersions in each 5 min period as a value from 0 (continuously dry) to 50 (continuously wet). For each bird, we estimated two position per day using light data, and we defined some phenological dates to determine the duration of the breeding season for each individual each year (see S1 File for details). We kept only the activity data belonging to the breeding period for each individual.

We defined whenever possible, for each day of activity data, if the bird was at incubation (during the interval between the beginning of the incubation [i.e. the first day the bird was inside the burrow and therefore without light data recorded by the geolocator] and the date of hatching); if the bird was at chick rearing (during the interval between the hatching date and the end of the season or the date of failure if it occurred); or if the bird was failed-at-breeding bird (from the date of incubation or chick rearing failure to the end of the breeding season). We did not split failed-at-breeding birds into those who failed during incubation and during chick rearing due to the scarce number of individuals belonging to this breeding status.

To evaluate possible differences in the diary behavior among different breeding statuses, we calculated the hourly time spend on water per day and individual. To do so, we excluded the days of incubation (GLS activity data in dry mode 24 hours a day).

## Stable Isotopes Analyses

SIA of consumer and prey tissues allows tracing the trophic ecology of marine top predators.  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  in the tissues of prey are reflected in those of the consumer in a predictable way, being  $\delta^{15}\text{N}$  indicator of the trophic level and  $\delta^{13}\text{C}$  indicator of the food source (Ramos & González-Solís 2012).

To study the differences in the trophic niche depending on the breeding status and to relate them to the diet, during the breeding seasons from 2015 to 2017 we took some blood samples from adults and chicks, and we collected spontaneous regurgitates from breeding adults in the moment when they came back to the colony to feed their chicks. For blood samples, we determined if, at the time of blood extraction, the adults were at Incubation, chick rearing or if the individual was a failed-at-breeding bird. Since half-lives for  $^{15}\text{N}$  and  $^{13}\text{C}$  for whole blood in captive birds were  $10.0 \pm 0.6$  and  $11.2 \pm 0.8$  days, respectively (Ogden et al. 2004), we considered a margin of 10 days from the hatching or failure date, to classify blood samples as belonged to an adult at chick rearing or belonged to a failed-at-breeding bird (S1 Figure in S2 File). We did not split failed-at-breeding birds into those who failed during incubation and during chick rearing due to the scarce number of failed-at-breeding birds sampled. For each chick, we selected its last blood sample taken during the breeding season in order to avoid the influence of maternal values, as mother–offspring stable isotope correlation have been previously demonstrated in oviparous species (Frankel et al. 2012). Total number of blood samples for each group and year are shown in Table 2. Every blood samples were lyophilized at 0 mBar and  $-50^\circ\text{C}$  before being analyzing  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$ . To carry out stable isotopes analysis from those prey found in the regurgitates, we previously identified each prey until the lower possible taxonomic rank, we extracted a sample of muscle tissue from each one and we performed a lipid extraction from these samples using 2:1 chloroform:methanol.

We placed sub-samples of blood and muscle of 0.300 to 0.320 mg (weighed to the nearest 0.001 mg in a Mettler Toledo MX5) in tin capsules and crimped for combustion for  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  determination. Isotopic analyses were carried out at the Serveis Científico-Tècnics of the Universitat de Barcelona (Spain) using of a Thermo-Finnigan Flash 1112 (CE Elantech, Lakewood, NJ, USA) elemental analyser coupled to a Delta-C isotope-

ratio mass spectrometer via a CONFLOIII interface (Thermo Finnigan MAT, Bremen, Germany). Standards from the International Atomic Energy Agency (IAEA) were used (IAEA N<sub>1</sub>, IAEA N<sub>2</sub>, IAEA NO<sub>3</sub>, IAEA 600 and USGS 40 for N; and USGS40, IAEA 600, IAEA CH<sub>6</sub> and IAEA CH<sub>7</sub> for C; S1 Table in S2 File) and two standard material samples were inserted every 12-16 samples to calibrate the system. Stable isotope ratios were expressed in the standard  $\delta$ -notation relative to atmospheric N<sub>2</sub> (for  $\delta^{15}\text{N}$ ) and Vienna Pee Dee Belemnite (for  $\delta^{13}\text{C}$ ), according to the following equation:  $\delta X = [(R_{\text{sample}}/R_{\text{standard}}) - 1]$ , where X (‰) is  $^{15}\text{N}$  or  $^{13}\text{C}$  and R are the corresponding ratio  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$  or  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  related to standard values. Replicate assays of standards material samples indicated standard deviation of maximum  $\pm 0.6$  ‰ for  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  (S1 Table in S2 File).

## Statistical analyses

To examine the distribution of Bulwer's petrel during the incubation and chick rearing, we calculated from GPS data the core area and home range distributions (the 50 and 95% Kernel Density Estimation [KDE]) for each phase and year. To do so, we used the package 'adehabitatHR' and the *ad hoc* method for the estimation of the smoothing parameter (href; Calenge 2011). We also modeled trip characteristics (total distance travelled, total time and maximum distance from the colony) depending on the breeding period (incubation and chick rearing). To do so, we log transformed the dependent variables and we carried out a Linear Mixed Models (LMMs) with the 'lmer' function from the package 'lme4' (Bates et al. 2015). We set individual identity and year as random factors, to account for the variability across individuals and years. Finally, we carried out a post hoc test (Tuckey Test) among fixed factor levels with 'glht' function from 'multcomp' package (Hothorn et al. 2008).

To evaluate the activity depending on the state, we modeled the hourly time spent on water along the day separately for each breeding status with Generalized Additive Mixed Model (GAMMs hereafter) through 'gamm4' package (Wood & Scheipl 2017). We included the hour of the day as smoothing term and individual identity and year as random term.

We explored visually  $\delta^{15}\text{N}$ - $\delta^{13}\text{C}$  biplots for blood and prey muscle samples. In addition, for plotting proposes, we carried out standard Bayesian ellipses for blood samples by group (adults at incubation, chick rearing, failed-at-breeding birds or chicks), using the R package 'SIBER' (Stable Isotope Bayesian Ellipses in R; Jackson et al. 2011). To evaluate the differences in Bulwer's petrel diet depending on their breeding state, we modeled  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  values of blood samples depending on the group using LMMs. We set individual identity and year as random factor. Finally, we carried out a post hoc test among fixed factor levels. Finally, for plotting purposes, we modeled  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  values of blood samples for adults at incubation and at chick rearing using GAMMs and considering Julian date as a smooth term and individual identity as a random factor.

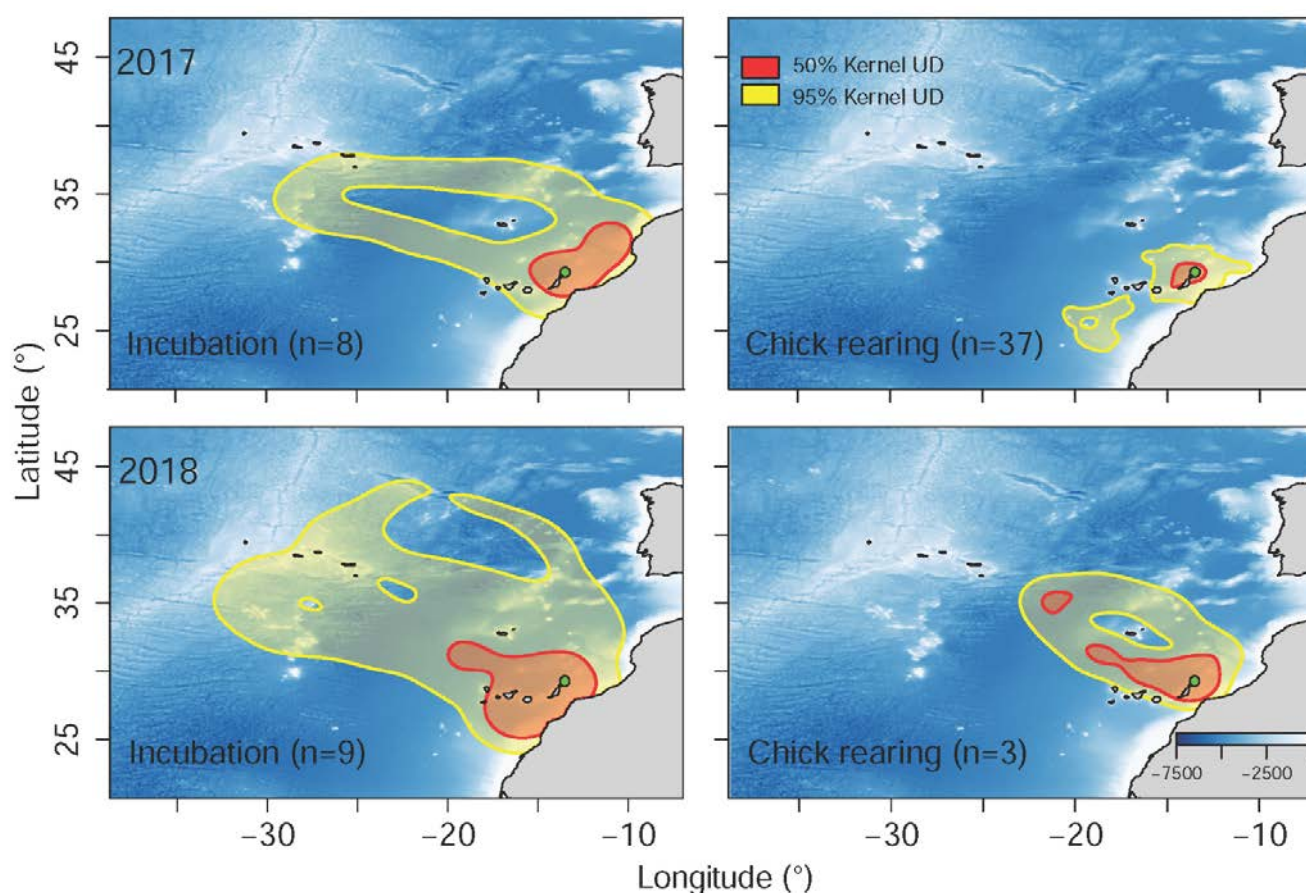
As we did not extracted lipids from our blood samples, we calculated the lipid content (the mean of C:N ratio) of adults and chicks to account for its effect on  $\delta^{13}\text{C}$  since Post et al. (2007) indicated that it is important to account for lipids when lipid content is high (up to 5.0% lipid [C:N > 3.5 or 4.0 for aquatic and terrestrial animals, respectively]).



## Results

### Spatial distribution

We got 76 trips from those we only certainty classified 57 (17 as incubation [8 in 2017 and 9 in 2018] and 40 as chick rearing [37 in 2017 and 3 in 2018]). The core area for all periods and years are concentrated around the Canary Islands (Figure 1). However, the home range for the incubation period cover the Azorean archipelago (more widespread in 2018 than in 2017), while for the chick-rearing period it is closer to the Canary Islands than for the incubation period. In particular, for the chick-rearing period of 2017 the home range is more extended towards the Mauritania coast, and in 2018 towards the Azorean archipelago.



**Figure 1.** Distribution of Bulwer's petrel during the incubation and chick-rearing periods obtained from GPS data during 2017 and 2018. Contours from 50 and 95% Kernel Density Estimation (core area and home range, respectively) are shown in red and yellow colors. The green dot indicates the location of the study colony on M. Clara. The sample size represents the number of trips. In the background, we represented the bathymetry from 0 m (in white colors) to -7500 m (in dark blue colors).

There are differences among incubation and chick rearing periods in the total distance travelled and maximum distance from the colony (Table 1). However, there is not significant differences for the total duration of the trips (Table 1).

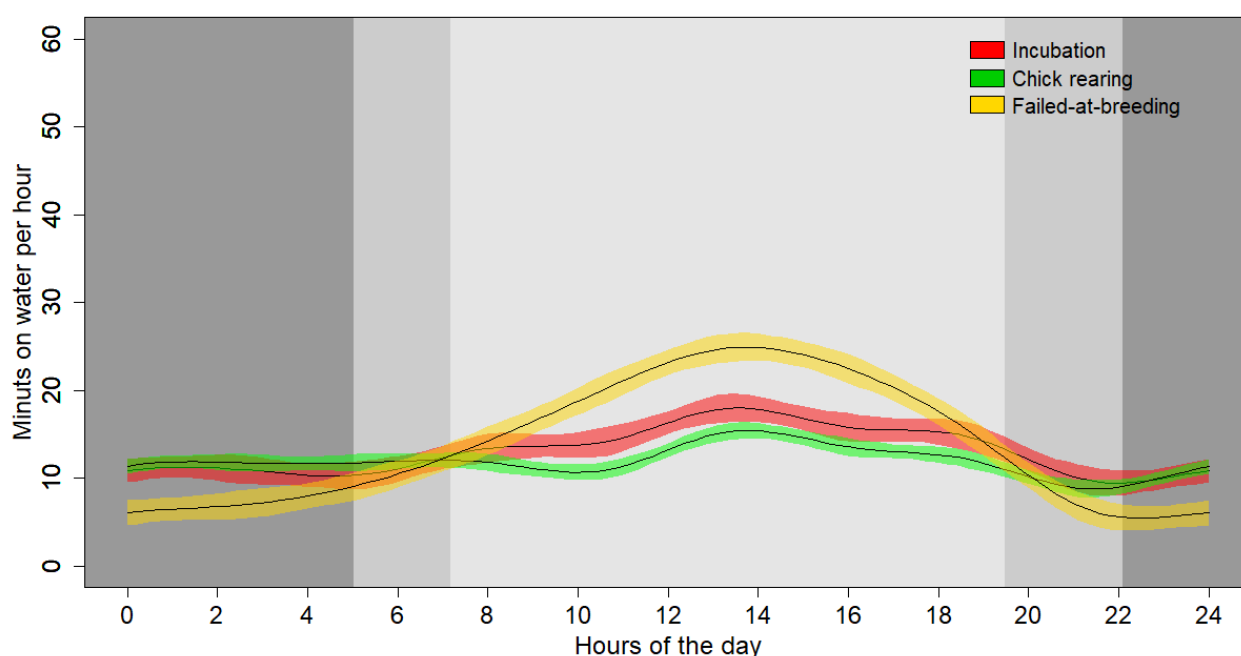
**Table 1.** Differences in foraging trip characteristics (total distance travelled, total time and maximum distance from the colony) between incubation and chick-rearing periods carried out by Bulwer’s petrel on M. Clara islet during breeding and modeled with linear mixed model. For each model, we specify the mean estimates ( $\pm$  Standard Error, SE), 95% confidence intervals (CI) and results of post-hoc test between fixed factor levels; and the estimated variances ( $\pm$  Standard Deviation, SD) of each random term. All the dependent variables were log-transformed. In addition, we specify the number of trips for each period.

Fixed effect	n	Total distance travelled (km)			Total time (days)			Maximum distance from the colony (km)		
		Estimates $\pm$ SE (CI)	Post-hoc test	P-value	Estimates $\pm$ SE (CI)	Post-hoc test	P-value	Estimates $\pm$ SE (CI)	Post-hoc test	P-value
Intercept (Chick rearing)	17	6.1 $\pm$ 0.4 (5.5 – 6.9)		0.045	0.4 $\pm$ 0.4 (-0.3 – 1.2)		0.055	4.7 $\pm$ 0.4 (4.1 – 5.5)		0.033
Incubation	40	0.7 $\pm$ 0.4 (0.1 – 1.6)			0.6 $\pm$ 0.3 (0.1 – 1.4)			0.7 $\pm$ 0.4 (0.1 – 1.6)		
Random effects		Variance $\pm$ SD			Variance $\pm$ SD			Variance $\pm$ SD		
Individual		0.0 $\pm$ 0.0			0.0 $\pm$ 0.2			0.0 $\pm$ 0.0		
Year		0.2 $\pm$ 0.4			0.2 $\pm$ 0.4			0.2 $\pm$ 0.4		
Residual		1.3 $\pm$ 1.1			0.9 $\pm$ 1.0			1.2 $\pm$ 1.1		

## At-sea activity

We got activity data from 14 light level geolocators of 12 different individuals, and from four of them we obtained data from the breeding season of two different years (S1 Table in S1 File).

The amount of time per hour at sea is always higher during the day hours than during night hours for all the breeding statuses (Figure 2). Failed-at-breeding birds are the group that spend less time on water during the night hours, but they spent more time on water during the day hours than breeders at incubation and at chick rearing. Breeders at incubation and at chick rearing do not seem to have differences in the time spent on water at night. However, at day hours, breeders at incubation spend more time on water than breeders at chick rearing (Figure 2). These differences are practically maintained among different years (S1 Figure in S1 File), although there is an increase of time flying at night for breeders during chick rearing in 2017.



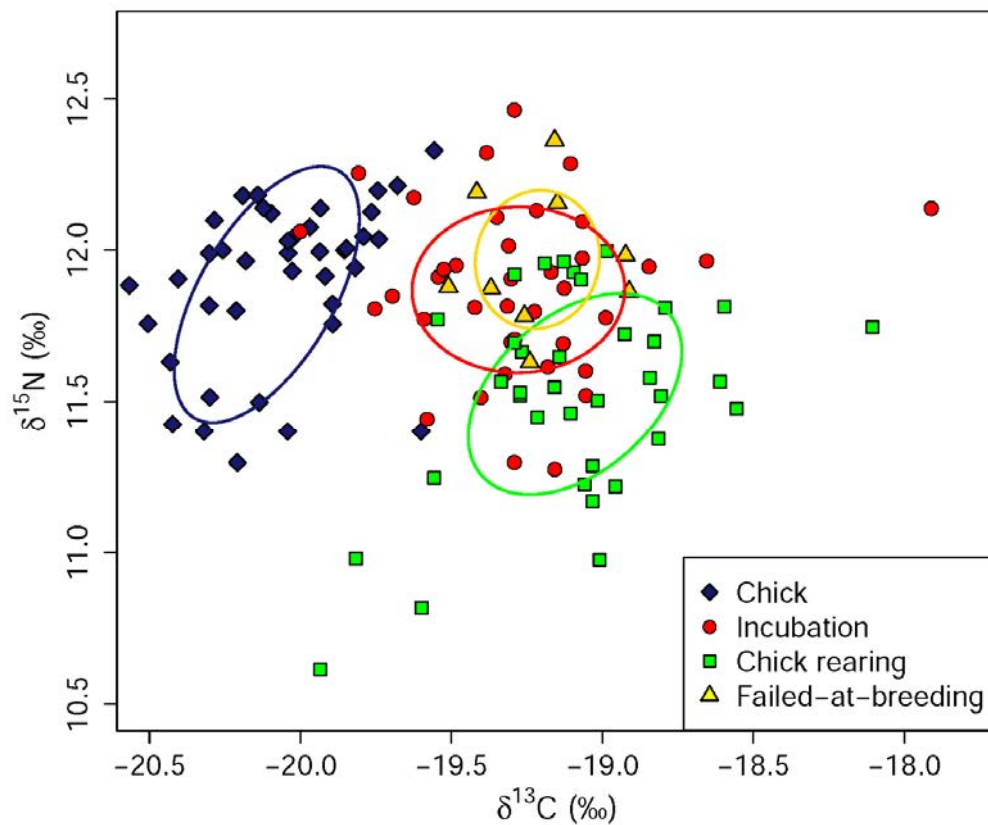
**Figure 2.** Minutes Bulwer's petrel spent on water per hour during the breeding season, modeled with GAMM. Black lines show the isotopic mean estimated through the model and color shaded areas indicate the 95% confidence interval. Adults at incubation, chick rearing and failed-at-breeding birds are represented in red, green and yellow colors, respectively.

## Isotopic niche

On the one hand, results for SIA show that adults during chick rearing have isotopic values more depleted in  $\delta^{15}\text{N}$  than the rest of groups (Table 2, Figure 3), and show significant differences with them (post hoc test, Table 2). Nevertheless, there are not significative differences in  $\delta^{15}\text{N}$  values among chicks, adults at incubation and failed-at-breeding birds. On the other hand, there are not significative differences in  $\delta^{13}\text{C}$  values among the three adult breeding statuses (at incubation, chick rearing and failed-at-breeding adults), while chicks are more depleted in  $\delta^{13}\text{C}$  than adults and show significant differences with respect to them (post hoc test, Table 2). These differences are practically maintained among different years (S2 Figure in S2 File). Finally, when we explored the mean of C:N ratio, we get a value of 3.2 for chicks and 4.2 for all adults.

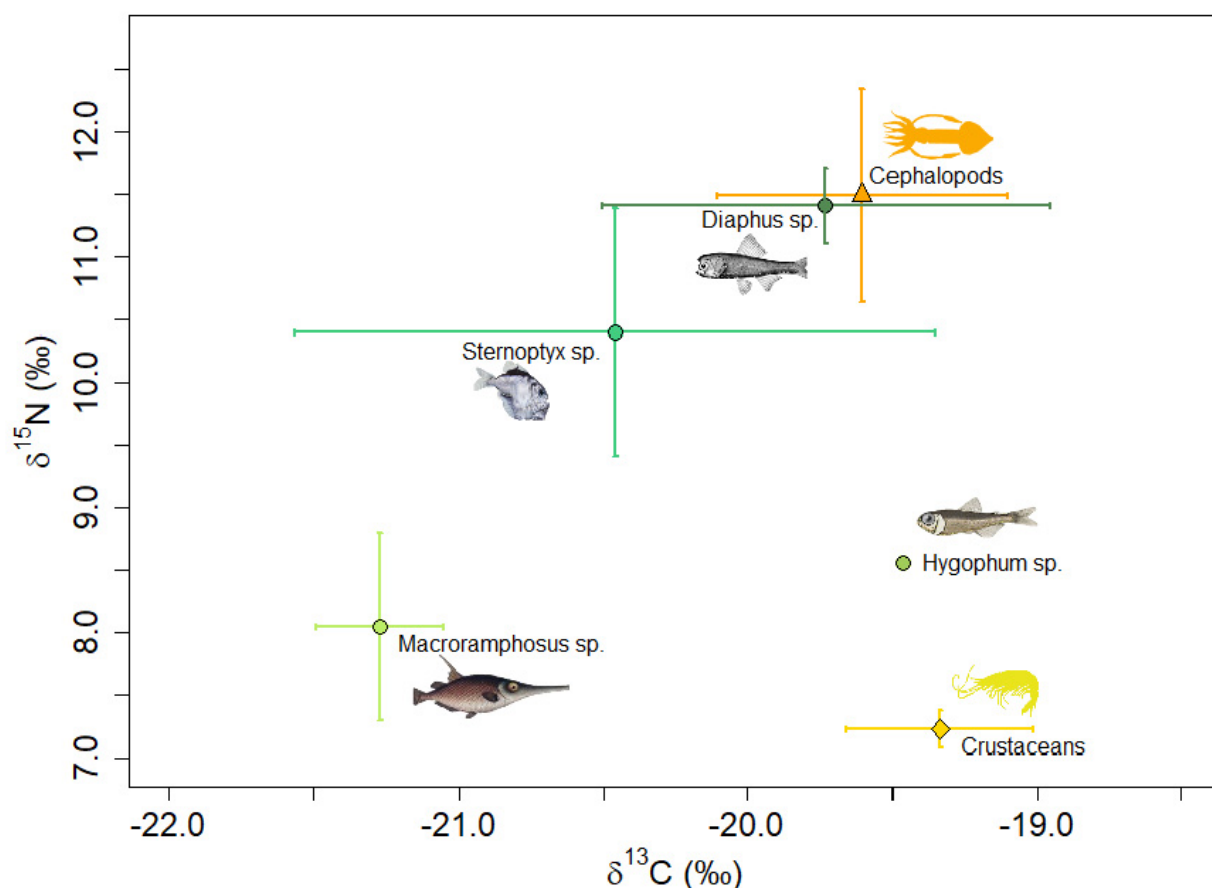
**Table 2.** Potential group effect on  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  values of Bulwer's petrel blood sampled on M. Clara islet, modeled by linear mixed model. For each model we specify the mean estimates ( $\pm$  Standard Error, SE), 95% confidence intervals (CI) and results of post-hoc test between fixed factor levels expressed by letters (different letters indicating significant differences); and the estimated variances ( $\pm$  Standard Deviation, SD) of each random term. In addition, we specify the sampled size for each factor level.

Fixed effect	n	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$
		Estimates $\pm$ SE (CI)	Estimates $\pm$ SE (CI)
Intercept (Chick rearing)	36	11.6 $\pm$ 0.1 (11.4 – 11.7)	-19.1 $\pm$ 0.1 (-19.3 – -18.8)
		a	a
Incubation	38	0.4 $\pm$ 0.1 (0.2 – 0.5)	-0.2 $\pm$ 0.1 (-0.3 – -0.0)
		b	a
Failed	9	0.4 $\pm$ 0.1 (0.2 – 0.6)	-0.2 $\pm$ 0.1 (-0.37 – 0.1)
		b	a
Chick	44	0.3 $\pm$ 0.1 (0.1 – 0.5)	-1.1 $\pm$ 0.1 (-1.2 – -0.9)
		b	b
Random effects		Variance $\pm$ SD	Variance $\pm$ SD
Individual		0.1 $\pm$ 0.2	0.0 $\pm$ 0.2
Year		0.0 $\pm$ 0.1	0.0 $\pm$ 0.2
Residual		0.1 $\pm$ 0.3	0.1 $\pm$ 0.3



**Figure 3.** Biplots of  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  for blood samples of Bulwer's petrel in different breeding stages. Isotopic values and standard Bayesian ellipses are represented for adults sampled at incubation (red dots), at chick rearing (green squares), for failed-at-breeding birds (yellow triangles), and for chicks (blue rhombus).

Cephalopods and lanternfishes of the genus *Diaphus*, are the Bulwer's petrel prey found in the regurgitates with the highest  $\delta^{15}\text{N}$  values, followed by the hatchet fishes of the genus *Sternoptyx* (Figure 4). Others lanternfishes from the genus *Hygophum* have lower  $\delta^{15}\text{N}$  values than the previously mentioned prey, followed by the snipefishes from the genus *Macroramphosus*. Finally, the prey with the lowest  $\delta^{15}\text{N}$  values are the crustaceans. Cephalopods, crustaceans and some fishes were impossible to identify at lower taxonomy ranks (non-identified fishes are not included in Figure 4). The number of specimens found each year are specified in the S1 Table in the S3 File.



**Figure 4.** Mean ( $\pm$  Standard Deviation) of  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  values of prey found in spontaneous regurgitates from Bulwer's petrel breeders. Fishes, cephalopods and crustaceans are represented in green, orange and yellow colors, respectively.

## Discussion

The core area of Bulwer's petrels studied here, during incubation and chick rearing, were mainly distributed around the breeding colony, close to the Canary Islands, as expected in central-place foragers. However, some differences arose when comparing home ranges between incubation and chick rearing. During the incubation period, Bulwer's petrels are more pelagic, since their home range distributed both around the Canary and Azores Islands, what implies higher travelled distances than those reported for the chick-rearing period, when they are more neritic. The little difference in the total time of the trips, suggests that breeders are carrying out foraging trips at incubation or chick rearing during the same amount of time regardless the distance travelled. Azorean seamounts usually act as a foraging spot for different top predators, including the Bulwer's petrel (Morato et al. 2008, Dias et al. 2016). In addition to the suitability of this foraging area, Bulwer's petrels might select this remote



area to avoid intraspecific competition and prey depletion in the area around the breeding colony, as it has been reported for many other central-place foragers (Birt et al. 1987, Gaston et al. 2007, Elliott et al. 2009). During the chick-rearing period of central-place forager species, breeding adults often alternate short trips (in time but specially in distance) for provisioning chicks with long trips for self-provisioning and self-maintenance, performing the so-called dual foraging strategy (Weimerskirch 1998, Weimerskirch et al. 2003, Ito et al. 2010). Therefore, at spatial level, Bulwer's petrel breeders are behaving similar to other large-sized seabirds.

Adults of Bulwer's petrel spent more time on water during the day than during the night, independently of their breeding status (incubation, chick rearing or failed-at-breeding), most likely because it is during the night when they feed on mesopelagic prey. As expected, failed-at-breeding birds was the breeding status with the highest proportion of time spent on water during the day, most likely because they lack reproductive tasks, which allow them to rest more time on the water than breeders at incubation or chick rearing. In addition, since general molting strategies can be inferred from the activity data (Cherel et al. 2016), this higher proportion of resting for failed-at-breeding birds with respect to adults with breeding duties, could be reflecting an earlier starting in the molting pattern of this group as it has been suggested for other related species (Ramos et al. 2018). Breeders rearing a chick was the breeding status spending less time on water, most likely because they engage the dual foraging strategy not only for self-maintenance but also for chick provisioning, having therefore much less time for resting (Hamer et al. 2002). However, it is important to consider that all animals could spend time on land for resting and, with this analysis, we are not accounting for it. For example, adults during chick rearing could rest at the colony after feeding their chicks, and failed-at-breeding birds tend to come back occasionally to the colony to stay with their partner (personal observation). In the case of birds at incubation, despite we excluded whole days of incubation from the analysis, there might be days with some hours of incubation in our data. However, we expect this bias among groups is smaller than the differences in activity that we have found among breeding statuses.

In spite of we found different foraging areas between incubation and chick-rearing periods, we detected differences in  $\delta^{15}\text{N}$  values among the breeding statuses of birds, but we did not detected differences in  $\delta^{13}\text{C}$  values among them. As the three breeding status share similar nocturnal activity patterns, we expected birds foraging more offshore, i.e., those at incubation, to show lower  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  values than those birds foraging more inshore, i.e., those at chick rearing (Newsome et al. 2007, McMahon et al. 2013). However, our results showed lower  $\delta^{15}\text{N}$  values for adults at chick rearing in comparison with the rest of breeding status and chicks, which suggest that adults at chick rearing are modifying their diet. The difference in  $\delta^{15}\text{N}$  values (around 0.4 ‰, Table 2) suggests that adults at chick rearing are feeding on prey with depleted  $\delta^{15}\text{N}$  values, such as crustaceans or snipefishes, most likely to keep the most energetic prey for their chicks (with the highest  $\delta^{15}\text{N}$  values), such as cephalopods or lanternfishes, which present a high composition in proteins (Service 1997, Navarro et al. 2014). This behavior was already found in other species such as the northern fulmar (*Fulmarus glacialis*) or the common murre (*Uria aalge*), where adults at chick rearing select higher quality prey for chick provisioning than for self-feeding (Ojowski et al. 2001, Wilson et al. 2004). Most likely, due to this slight modification of diet between the incubation and chick-rearing

period, we can observe a depletion in  $\delta^{15}\text{N}$  values along the breeding season (S3 Figure in S2 File). In addition, we found similar  $\delta^{13}\text{C}$  values for all breeding statuses, so the differences in the foraging areas are not enough to notice differences in  $\delta^{13}\text{C}$  values among them.

However, due to the indirect nature of the data, there are various sources of potential ambiguity in interpretation of isotope values (Layman et al. 2012). For example, a part of the different possibilities in prey selection, we have to consider that the tissues of individuals in poor nutritional condition have elevated  $\delta^{15}\text{N}$  compared to those of individuals in better condition (Bearhop et al. 2004). In the case of Bulwer's petrel, birds at incubation and failed-at-breeding birds could have worse nutritional condition than birds at chick rearing. This idea could be plausible since Bulwer's petrel at incubation suffer a starvation during the long incubation periods they carry out of up to 15 days (Cruz-Flores et al. 2019); and in the case of failed-at-breeding birds, the failure at breeding could be associated with a depletion of body condition as it was reported for a related species, the blue petrel (*Halobaena caerulea*; Chastel et al. 1995).

Isotopic signatures of  $\delta^{13}\text{C}$  in chicks were clearly depleted compared to any group of adults, which could be a consequence of blood samples not having been extracted for lipids. It is known that Procellariiform chicks accumulate large fat reserves (Hamer et al. 2002) and that accumulation of lipids depletes  $\delta^{13}\text{C}$  values of a given tissue independently of its trophic fractionation (Post et al. 2007). However, the lower value of C:N ratio in comparison with those values reported by Post et al. (2007) above which it is necessary to account for lipids, suggests that most likely there are other factors affecting this difference in  $\delta^{13}\text{C}$  among chicks and adults that we are not detecting.

Our study provided evidence on the cost of reproduction in the Bulwer's petrel and filled a gap of knowledge about the breeding constraints of small-sized species at different levels. Failed-at-breeding adults rested much more time on the water than their conspecifics with breeding duties. In addition, breeders rearing a chick performed more trips (for chick provisioning) and fed on less energetic/nutritional prey than those at the incubation period. Therefore, we conclude that the energetic cost is higher for animals with breeding responsibilities, and that the investment in reproduction depends on the breeding status of the individuals. For this reason, it is important to differentiate the breeding status of individuals when evaluating the cost of breeding.

## References

- Bader TJ, Bednarz JC (2011) Parental care and diet of Mississippi kites (*Ictinia mississippiensis*) in Eastern Arkansas. *J Raptor Res* 45:109–118.
- Bates D, Mächler M, Bolker B, Walker S (2015) Fitting linear mixed-effects models using lme4. *J Stat Softw* 67.
- Bearhop S, Adams CE, Waldron S, Fuller RA, Macleod H (2004) Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis. *J Anim Ecol* 73:1007–1012.
- Benvenuti S, Dall'Antonia L, Falk K (2002) Diving behaviour differs between incubating and brooding Brünnich's guillemots, *Uria lomvia*. *Polar Biol* 25:474–478.

- Birt VL, Birt TP, Goulet D, Cairns DK, Montevecchi WA (1987) Ashmole's halo: direct evidence for prey depletion by a seabird. *Mar Ecol Prog Ser* 40:205–208.
- Bradshaw CJA, McMahon CR (2008) Fecundity. In: *Encyclopedia of Ecology*. Elsevier, p 1535–1543
- Brooke M (2004) Albatrosses and petrels across the world. Oxford University Press, Oxford.
- Calenge C (2011) Home Range Estimation in R : the adehabitatHR Package. *R vignette*:1–61.
- Cecere JG, Catoni C, Maggini I, Imperio S, Gaibani G (2013) Movement patterns and habitat use during incubation and chick-rearing of Cory's shearwaters (*Calonectris diomedea diomedea*) (Aves: Vertebrata) from Central Mediterranean: influence of seascape and breeding stage. *Ital J Zool* 80:82–89.
- Chastel O, Weimerskirch H, Jouventin P (1995) Influence of body condition on reproductive decision and reproductive success in the blue petrel. *Auk* 112:964–972.
- Cherel Y, Quillfeldt P, Delord K, Weimerskirch H (2016) Combination of at-sea activity, geolocation and feather stable isotopes documents where and when seabirds molt. *Front Ecol Evol* 4:3.
- Cruz-Flores M, Ramos R, Sardá-Serra M, López-Souto S, Militão T, González-Solís J (2019) Migración y ecología espacial de la población española de petrel de Bulwer. Monografía nº 4 del programa Migra. SEO/BirdLife (ed) Madrid.
- Dias MP, Romero J, Granadeiro JP, Catry T, Pollet IL, Catry P (2016) Distribution and at-sea activity of a nocturnal seabird, the Bulwer's petrel *Bulweria bulwerii*, during the incubation period. *Deep Sea Res Part I Oceanogr Res Pap* 113:49–56.
- Elliott KH, Woo KJ, Gaston AJ, Benvenuti S, Dall'Antonia L, Davoren GK (2009) Central-place foraging in an arctic seabird provides evidence for Storer-Ashmole's halo. *Auk* 126:613–625.
- Flood B, Fisher A (2011) Multimedia identification guide to North Atlantic seabirds: Storm-petrels & Bulwer's Petrel.
- Frankel N, Vander Zanden H, Reich K, Williams K, Bjørndal K (2012) Mother–offspring stable isotope discrimination in loggerhead sea turtles *Caretta caretta*. *Endanger Species Res* 17:133–138.
- Gaston AJ, Ydenberg RC, Smith GEJ (2007) Ashmole's halo and population regulation in seabirds. *Mar Ornithol* 35:119–126.
- Ghalambor CK, Peluc SI, Martin TE (2013) Plasticity of parental care under the risk of predation: how much should parents reduce care? *Biol Lett* 9:20130154.
- Gillooly JF, Baylis JR (1999) Reproductive success and the energetic cost of parental care in male smallmouth bass. *J Fish Biol* 54:573–584.
- Gonzalez-Voyer A, Kolm N (2010) Parental Care and Investment. In: *Encyclopedia of Life Sciences*. John Wiley & Sons, Ltd, Chichester, UK
- Hamer KC, Schreiber EA, Burger J (2002) Breeding biology, life histories and life history-environment interactions in seabirds. In: *Biology of Marine Birds*. Schreiber EA, Burger J (eds) CRC Press, Boca Raton, Florida, p 217–261
- Harding A, Piatt J, Schmutz J (2007) Seabird behavior as an indicator of food supplies: sensitivity across the breeding season. *Mar Ecol Prog Ser* 352:269–274.
- Hothorn T, Bretz F, Westfall P (2008) Simultaneous inference in general parametric models. *Biometrical J* 50:346–363.

- Ito M, Takahashi A, Kokubun N, Kitaysky AS, Watanuki Y (2010) Foraging behavior of incubating and chick-rearing thick-billed murre *Uria lomvia*. *Aquat Biol* 8:279–287.
- Jackson AL, Inger R, Parnell AC, Bearhop S (2011) Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER - Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *J Anim Ecol* 80:595–602.
- Klug H, Alonzo SH, Bonsall MB (2012) Theoretical foundations of parental care. In: *The evolution of parental care. First edition*. Royle NJ, Smiseth PT, Kölliker M (eds) Oxford University Press
- Klug H, Bonsall MB (2014) What are the benefits of parental care? The importance of parental effects on developmental rate. *Ecol Evol* 4:2330–2351.
- Kosztolányi A, Székely T, Cuthill IC (2007) The function of habitat change during brood-rearing in the precocial Kentish plover *Charadrius alexandrinus*. *Acta Ethol* 10:73–79.
- Layman C a., Araújo MS, Boucek R, Hammerschlag-Peyer CM, Harrison E, Jud ZR, Matich P, Rosenblatt AE, Vaudo JJ, Yeager L a., Post DM, Bearhop S (2012) Applying stable isotopes to examine food-web structure: An overview of analytical tools. *Biol Rev* 87:545–562.
- Lescroël A, Mathevet R, Péron C, Authier M, Provost P, Takahashi A, Grémillet D (2016) Seeing the ocean through the eyes of seabirds: A new path for marine conservation? *Mar Policy* 68:212–220.
- López-López P (2016) Individual-based tracking systems in ornithology: welcome to the era of big data. *Ardeola* 63:103–136.
- McMahon KW, Hamady LL, Thorrold SR (2013) A review of ecogeochemistry approaches to estimating movements of marine animals. *Limnol Oceanogr* 58:697–714.
- Morato T, Varkey DA, Damaso C, Machete M, Santos M, Prieto R, Santos RS, Pitcher TJ (2008) Evidence of a seamount effect on aggregating visitors. *Mar Ecol Prog Ser* 357:23–32.
- Navarro J, Louzao M, Igual JM, Oro D, Delgado A, Arcos JM, Genovart M, Hobson KA, Forero MG (2009) Seasonal changes in the diet of a critically endangered seabird and the importance of trawling discards. *Mar Biol* 156:2571–2578.
- Navarro JC, Monroig Ó, Sykes A V. (2014) Nutrition as a key factor for cephalopod aquaculture. In: *Cephalopod Culture*. Springer Netherlands, Dordrecht, p 77–95
- Newsome SD, Martínez del Río C, Bearhop S, Phillips DL (2007) A niche for isotopic ecology. *Front Ecol Environ* 5:429–436.
- Ogden LJE, Hobson KA, Lank DB (2004) Blood Isotopic ( $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$ ) Turnover and diet-tissue fractionation factors in captive dunlin (*Calidris alpina pacifica*). *Auk* 121:170–177.
- Ojowski U, Eidtmann C, Furness RW, Garthe S (2001) Diet and nest attendance of incubating and chick-rearing northern fulmars (*Fulmarus glacialis*) in Shetland. *Mar Biol* 139:1193–1200.
- Pastor-Prieto M, Ramos R, Zajková Z, Reyes-González J, Rivas M, Ryan P, González-Solís J (2019) Spatial ecology, phenological variability and moulting patterns of the Endangered Atlantic petrel *Pterodroma incerta*. *Endanger Species Res* 40:189–206.
- Post DM, Layman CA, Arrington DA, Takimoto G, Quattrochi J, Montaña CG (2007) Getting to the fat of the matter: models, methods and assumptions for dealing with lipids in stable isotope analyses. *Oecologia* 152:179–189.

- Quillfeldt P, Masello JF, Hamer KC (2004) Sex differences in provisioning rules and honest signalling of need in Manx shearwaters, *Puffinus puffinus*. *Anim Behav* 68:613–620.
- R Core Team (2019) R: A language and environment for statistical computing.
- Ramos R, González-Solís J (2012) Trace me if you can: the use of intrinsic biogeochemical markers in marine top predators. *Front Ecol Environ* 10:258–266.
- Ramos R, Llabrés V, Monclús L, López-Béjar M, González-Solís J (2018) Costs of breeding are rapidly buffered and do not affect migratory behavior in a long-lived bird species. *Ecology* 99:2010–2024.
- Ramos R, Sanz V, Militão T, Bried J, Neves VC, Biscoito M, Phillips RA, Zino F, González-Solís J (2015) Leapfrog migration and habitat preferences of a small oceanic seabird, Bulwer's petrel (*Bulweria bulwerii*). *J Biogeogr* 42:1651–1664.
- Ricklefs RE (1983) Some considerations on the reproductive energetics of pelagic seabirds. *Stud Avian Biol* 8:84–94.
- Service FMRFRD (1997) Lanternfishes: a potential fishery in the northern arabian sea? In: *Review of the state of world fishery resources: marine fisheries*. Rome
- Shaffer LR, Formanowicz DR (1996) A cost of viviparity and parental care in scorpions: Reduced sprint speed and behavioural compensation. *Anim Behav* 51:1017–1024.
- Smiseth PT, Kölliker M, Royle NJ (2012) What is parental care? In: *The evolution of parental care. First edition*. Royle NJ, Smiseth PT, Kölliker M (eds) Oxford University Press
- Smith C, Wootton RJ (2005) Parental energy expenditure of the male three-spined stickleback. *J Fish Biol* 54:1132–1136.
- Sommerfeld J, Hennicke JC (2010) Comparison of trip duration, activity pattern and diving behaviour by Red-tailed Tropicbirds (*Phaethon rubricauda*) during incubation and chick-rearing. *Emu* 110:78–86.
- Stearns SC (2000) Life history evolution: successes, limitations, and prospects. *Naturwissenschaften* 87:476–486.
- Stearns SC (1992) The evolution of life histories. Press NY: OU (ed).
- Tyson C, Kirk HL, Fayet A, Van Loon E, Shoji A, Dean BJ, Perrins CM, Freeman R, Guilford T (2017) Coordinated provisioning in a dual-foraging pelagic seabird. *Anim Behav* 132:73–79.
- Weimerskirch H (1998) How can a pelagic seabird provision its chick when relying on a distant food resource? Cyclic attendance at the colony, foraging decision and body condition in sooty shearwaters. *J Anim Ecol* 67:99–109.
- Weimerskirch H, Ancel A, Caloin M, Zahariev A, Spagiari J, Kersten M, Chastel O (2003) Foraging efficiency and adjustment of energy expenditure in a pelagic seabird provisioning its chick. *J Anim Ecol* 72:500–508.
- Wilson LJ, Daunt F, Wanless S (2004) Self-feeding and chick provisioning diet differ in the Common Guillemot *Uria aalge*. *Ardea* 92:197–208.
- Wojczulanis-Jakubas K, Araya-Salas M, Jakubas D (2018) Seabird parents provision their chick in a coordinated manner. *PLoS One* 13:e0189969.
- Wood S, Scheipl F (2017) Gamm4: Generalized Additive Mixed Models using 'mgcv' and 'lme4'.

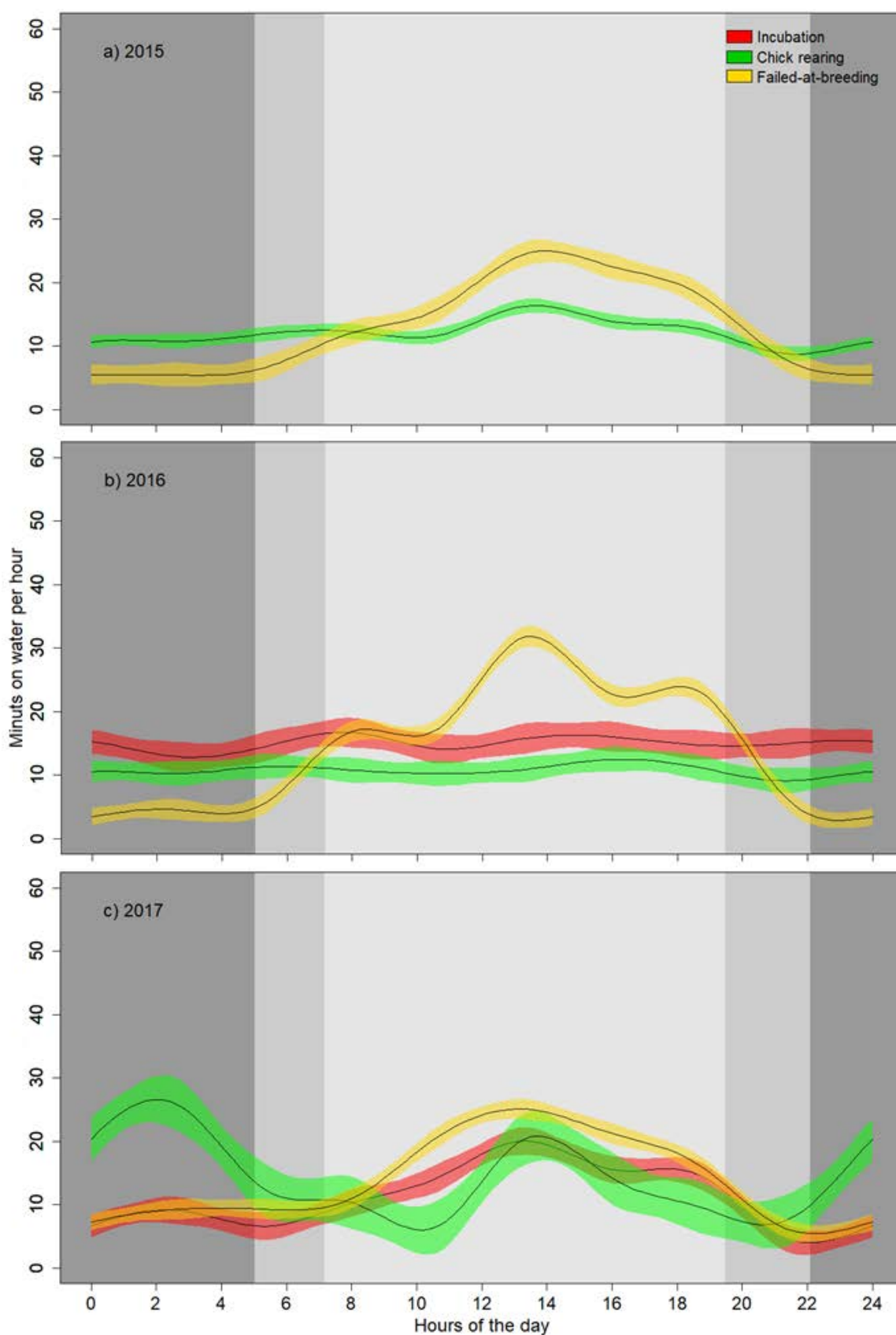


## S1 File. Light and activity data

Based on light levels data, GLS loggers provide two positions per day (at local midday and at local midnight) with a mean accuracy of  $186 \pm 114$  km ( $2^\circ$  of latitude and longitude; Phillips et al. 2004). We calculated positions using BASTrack software (BAS) and IntiProc (Migrate Technology). We set a light threshold of 20 and 2 for BASTrack and IntiProc, respectively, as a trade-off between the avoidance of light interferences during the night, and possible dark interferences during the day. We inspected the integrity of the light curve day-by-day to estimate, when necessary, dawn and dusk times. We excluded 1) transitions where the minimum dark period was less than 4 hours, 2) transitions belonging to the 20 closest days to the equinoxes, when latitude estimation is unreliable and 3) incubation periods, based on light data recorded by the logger. We applied an iterative forward/backward averaging velocity filter to remove unreliable locations (McConnell et al. 1992), which were those above the 95th percentile of the maximum travel speed of the tracked birds (Austin et al. 2003). We defined the breeding season as the period between the date of arrival to the breeding grounds and the date of departure, both determined visually using BASTrack software. We determined the arrival date as the first day the bird entered the cluster of positions frequented during the breeding season, preceded by a directed movement towards that area. We set the departure date as the first day the bird locations were outside that cluster of positions, followed by directed movement away from this area. When the date of arrival was impossible to determine visually, we used activity data. Thereby, if the bird was in dry mode during the whole night, we inferred it was at the colony, inside the burrow.

**S1 Table.** Total GLS loggers used in this study. The GLS ID, model (Mk4083 from Biotrack and C65 for Migrate Technology), year of deployment and year of recovery are specified, as well as the year for which we had activity data and we were able to classified it as incubation (I), chick rearing (C) or failed at reproduction (F). GLS deployed in the same bird are specified with \* and #.

GLS ID	GLS Model	Year of Deployment	Year of Recovery	Years of activity data								
				2015			2016			2017		
				I	C	F	I	C	F	I	C	F
S606001	C65	2015	2016									
S611001	C65	2015	2016									
S615001	C65	2015	2016									
S601001	C65	2015	2016									
S610001	C65	2015	2016									
S612001	C65	2015	2016									
C1033001#	Mk4083	2016	2017									
C1086001*	Mk4083	2016	2017									
S615002	C65	2016	2017									
C1025001	Mk4083	2016	2017									
C1089001	Mk4083	2016	2017									
BE311001*	C65	2017	2018									
BE315001#	C65	2017	2018									
BE317001	C65	2017	2018									

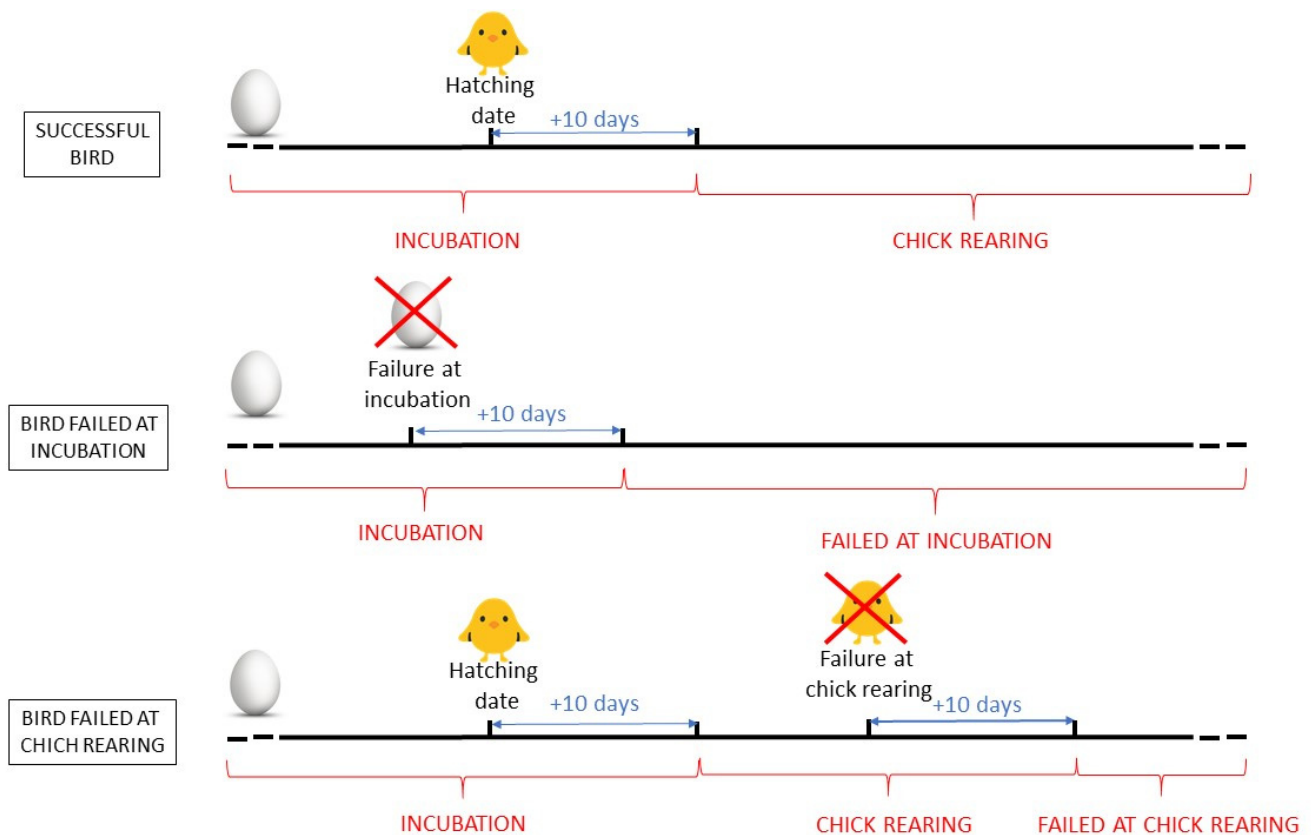


**S1 Figure.** Total minutes Bulwer's petrel spent on water per hour for different years, modeled with Generalized Additive Mixed Model. Black lines show the mean of time on water estimated through the model and color shaded areas indicate the 95% confidence interval. Adults at incubation, chick rearing and failed at reproduction are represented in red, green and yellow colors, respectively.

## References

- Austin D, McMillan JJ, Bowen WD (2003) A three-stage algorithm for filtering erroneous argos satellite locations. *Mar Mammal Sci* 19:371–383.
- McConnell BJ, Chambers C, Fedak MA (1992) Foraging ecology of southern elephant seals in relation to the bathymetry and productivity of the Southern Ocean. *Antarct Sci* 4:393–398.
- Phillips RA, Silk JRD, Croxall JP, Afanasyev V, Briggs DR (2004) Accuracy of geolocation estimates for flying seabirds. *Mar Ecol Prog Ser* 266:265–272.

## S2 File. Stable Isotopes Analyses (SIA)

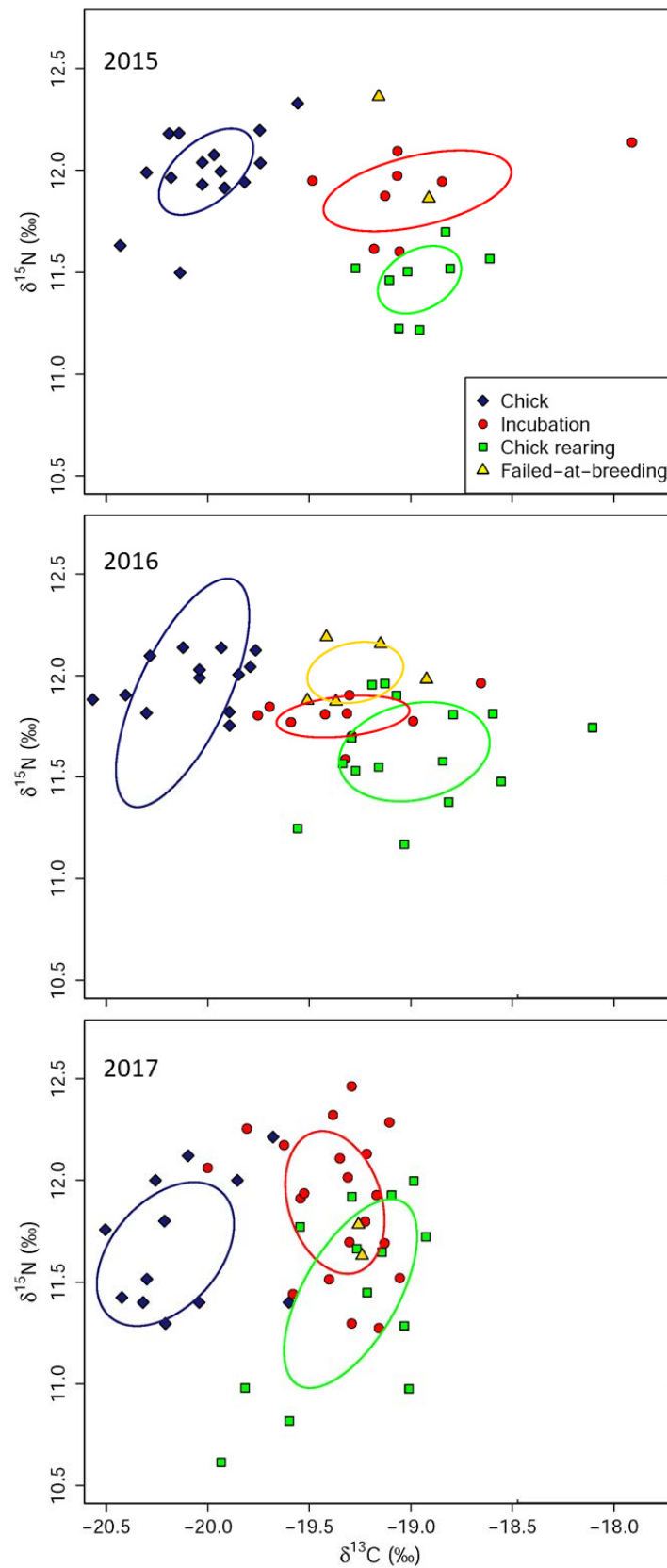


**S1 Figure.** Representation of the periods for which a blood sample was considered as taken during incubation, chick rearing, or when bird failed, for a) successful birds, b) birds failed at incubation and c) birds failed at chick rearing. Dates of hatching and failure during incubation and chick rearing are represented, as well as the lack of 10 days we left as a margin due to the slow replace of blood.

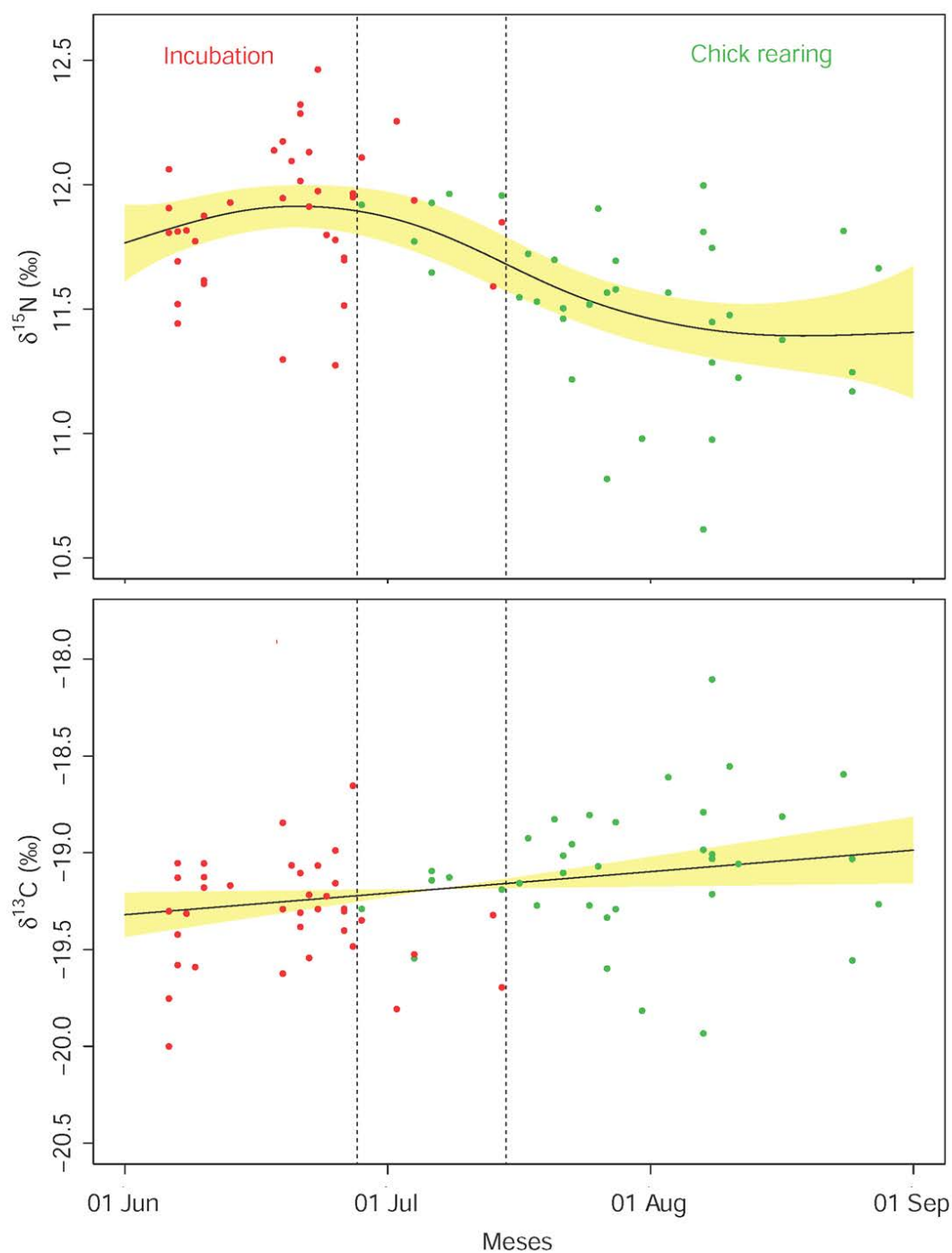
**S1 Table.** Accepted values of the standard material used in the stable isotopic analysis performed in this study, mean measured ( $\pm$ standard deviation) in the samples of standards materials used, minimum and maximum values for all runs, and number of samples (n).

Standard material	$\delta^{15}\text{N}_{\text{AIR}}(\text{‰})$				$\delta^{13}\text{C}_{\text{VPDB}}(\text{‰})$				References of the accepted values
	Accepted values		Measured values		Accepted values		Measured values		
	Mean $\pm$ SD	Mean of all runs $\pm$ SD	Minimum-maximum	n	Mean $\pm$ SD	Mean of all runs $\pm$ SD	Minimum-maximum	n	
IAEA N <sub>1</sub>	0.4 $\pm$ 0.1	0.1 $\pm$ 0.5	-0.3 to 0.9	12					Böhlke & Coplen 1993
IAEA N <sub>2</sub>	20.4 $\pm$ 0.1	19.2 $\pm$ 0.6	18.2 to 20.0	13					Braak & Smilauer 1998
IAEA NO3	4.7 $\pm$ 0.1	4.6 $\pm$ 0.6	3.5 to 5.1	9					Böhlke & Coplen 1993
USGS 40	-4.5 $\pm$ 0.1	-4.6 $\pm$ 0.5	-5.1 to -4.0	17	-26.2 $\pm$ 0.1	-27.0 $\pm$ 0.6	-28.0 to -26.0	17	Qi et al. 2003
IAEA 600	1.0 $\pm$ 0.2	0.8 $\pm$ 0.5	0.2 to 1.6	16	-27.8 $\pm$ 0.0	-28.1 $\pm$ 0.2	-28.6 to -27.6	15	Coplen et al. 2006
IAEA CH <sub>6</sub>					-10.5 $\pm$ 0.0	-10.9 $\pm$ 0.1	-11.2 to -10.8	12	Coplen et al. 2006
IAEA CH <sub>7</sub>					-32.2 $\pm$ 0.1	-32.2 $\pm$ 0.2	-32.4 to -31.7	17	Coplen et al. 2006





**S2 Figure.** Biplots of  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  for blood samples of Bulwer's petrel from 2015 to 2017. We show isotopic values and standard Bayesian ellipses for chicks (blue rhombus), adults sampled during incubation (red dots), during chick rearing (green squares) or failed-at-breeding birds yellow triangles.



**S3 Figure.**  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  values of Bulwer's petrel blood samples over the breeding season modeled with Generalized Additive Mixed Model. Dots correspond to raw data for each blood sample and by day, black lines show the isotopic mean estimated through the model and color shaded areas indicate the 95% confidence interval. Adults at incubation and chick rearing are represented in red and green colors, respectively. Dashed lines correspond to the earliest chick-rearing sample and the latest incubation sample, respectively.

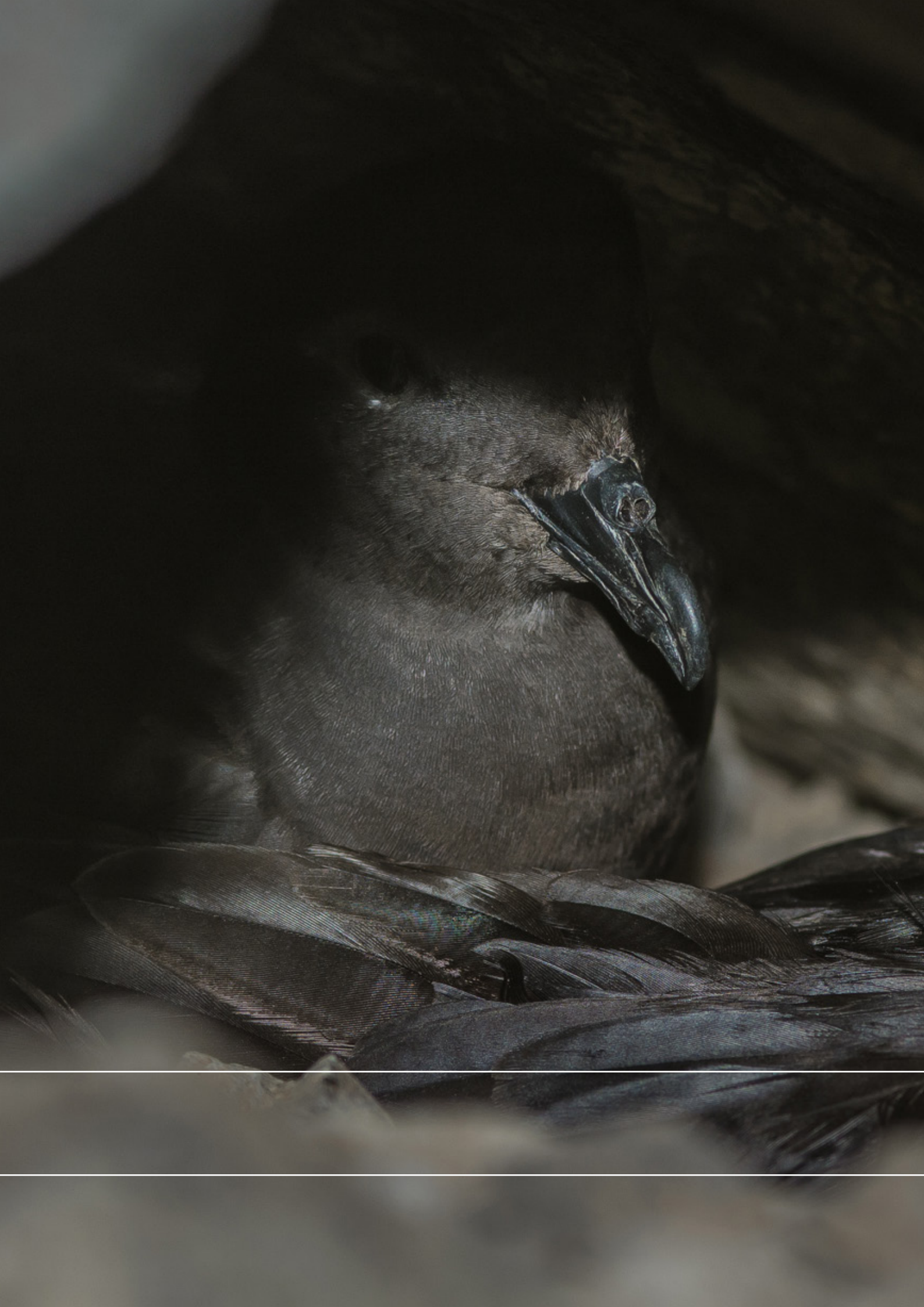
## References

- Böhlke JK, Coplen TB (1993) Interlaboratory comparison of reference materials for nitrogen-isotope-ratio measurements. In: *Reference and intercomparison materials for stable isotopes of light elements*. Proceedings of a consultants meeting - IAEA, Viena, p 51–66
- Braak CJFT, Smilauer P (1998) CANOCO reference manual and user's guide to Canoco for Windows: software for canonical community ordination (version 4).
- Coplen TB, Brand WA, Gehre M, Gro M, Meijer HAJ, Toman B, Verkouteren RM (2006) New guidelines for  $\delta^{13}\text{C}$  measurements. *Anal Chem* 78:2439–2441.
- Qi H, Coplen TB, Gelimann H, Brand WA, Böhlke JK (2003) Two new organic reference materials for  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  measurements and new value for the  $\delta^{13}\text{C}$  of NBS 22 oil. *Rapid Commun Mass Spectrom* 17:2483–2487.

## S3 File. Bulwer's petrel diet

**S1 Table.** Bulwer's petrel prey obtained from spontaneous regurgitates of breeding birds on M.Clara islet during three consecutive breeding seasons (2015, 2016 and 2017). We show total numbers of specimens and percentages of frequency for each Class/Subphylum and breeding season.

Class/Subphylum	Order	Family	Genus	Number of specimens		
				2015	2016	2017
Class Actinopterygii	Stomiformes	Sternoptychidae	<i>Sternoptyx sp.</i>	0	4	1
	Myctophiformes	Myctophidae	<i>Hygophum sp.</i>	0	1	0
			<i>Diaphus sp.</i>	0	1	4
	Gasterosteiformes	Centriscidae	<i>Macroramphosus sp.</i>	0	0	3
	Unidentified fish			5	10	13
	<i>Total</i>			5 (38.5%)	16 (66.7%)	21 (77.8%)
Class Cephalopoda				8 (61.5%)	6 (25.0%)	4 (14.8%)
Subphylum Crustacea				0 (0%)	2 (8.3%)	2 (7.4%)







---

## CAPÍTULO 5

---



# REPRODUCTION COST ON SURVIVAL AND REPRODUCTIVE SKIPPING BEHAVIOR IN A SMALL LONG-LIVED SEABIRD

## Abstract

Costs of reproduction on survival have caught the attention of several studies, since both traits are important in species life histories. Long-lived species can easily diminish these costs by reducing their breeding effort or even skipping reproduction. In this study, we aimed to evaluate the cost of current reproduction on survival in a long-lived species and whether long-lived individuals adopt the reproductive skipping strategy to increase their survival probability. We used capture-mark-recapture data from two populations of Bulwer's petrel (*Bulweria bulwerii*) in the Atlantic Ocean, on the Azores and the Canary Islands (1,450 encounters in total). We created a multievent model with uncertainty to assign the observations to two different breeding statuses (breeders vs. non-breeders). We calculated probabilities of survival and of transitions between breeding statuses, evaluating potential differences between sexes. Results show that breeding males survive better than non-breeding males, suggesting that males do not pay a cost of reproduction on survival and that only the highest quality males have access to breeding. However, breeding females survived less well than non-breeding females, suggesting the existence of reproductive costs on survival. Breeding males skipped reproduction more often than breeding females. This strategy might be favoring higher survival rates for males, whereas females seem to pay a cumulative cost of reproduction on survival.

## Keywords

Breeding status, Bulwer's petrel, Life-history, Multi-event, Sabbatical

## Introduction

Life history traits, such as survival, growth and fecundity, are important characteristics of species' life cycles. Individuals of a given species cope with the limited resources of the environment through different combinations of these traits, i.e., the investment in one trait reduces the output of another trait (Stearns 1992, Lindström 1999, Metcalfe & Monaghan 2001). Such multiple combinations are known as trade-offs, and can be compensated differently among species and even among individuals of the same species (Braendle et al. 2001).

Reproduction reduces the survivorship of the individuals by increasing their vulnerability and, therefore, their mortality when, for instance, building or attending nests/burrows and/or when carrying embryos or eggs (Seigel et al. 1987, Kaitala et al. 2000, Rompré & Robinson 2008). In addition, reproduction also trades off survivorship by lessening the allocation of resources for growth or self-maintenance. For instance, typically females deal with extra energetic costs when parturition or laying eggs that trade off their own physical/body condition (Williams 2005). Also, depending on the species, the feeding, rearing and taking care of offspring have important consequences for the physical state of one or both parents (Owens & Bennett 1994). Therefore, reproduction cost on survival can be asymmetrical between sexes.

According to the Life History Theory, the reproduction-survival trade-off is differently balanced in short- and long-lived species. Short-lived species show high fecundity and tend to invest as much as possible in current reproductive events, even when this effort may compromise their own survival and future breeding attempts (Linden & Moller 1989, Stearns 1992). Contrarily, long-lived species have low fecundity rates in favor of growth and adult survival (Pugesek & Wood 1992, Stearns & Roff 1992, Roff 1993). Progenitors of long-lived species can eventually reduce their reproductive investment and even skip the current breeding season/year, favoring self-maintenance and survival until the next breeding attempt (phenomenon known as reproductive skipping behavior, intermittent breeding or sabbatical years; Kendall et al. 2009, Sanz-Aguilar et al. 2011). However, some studies have pointed out that breeders adjust their investment in the current reproduction according to the expected benefits, and not according to the prospects for future reproduction (Verboven & Tinbergen 2002, Ackerman & Eadie 2003). Determining the cost of reproduction on survival and the strategy followed by a species to reduce their costs, is essential to understand its life cycle.

In this study, we analyzed the cost of current reproduction on survival in a long-lived species, Bulwer's petrel (*Bulweria bulwerii*), at two colonies in the Atlantic Ocean, and we evaluated to which extent individuals skip reproduction events. First, we expected a relevant cost of reproduction on the survival of Bulwer's petrel breeders in comparison with non-breeders (Stearns & Roff 1992). Second, and although only females face the cost of egg production and laying, we expected similar cost of reproduction for both sexes, since in Procellariiformes both sexes share incubation and chick-rearing duties (Brooke 2004, Cruz-Flores et al. 2019), and the parental investment during the breeding period is, in many cases, higher in males than in females (e.g., through longer periods of colony attendance during the pre-laying period, longer incubation shifts and/or higher chick provisioning rates; Gray & Hamer 2001, Peck & Congdon 2006, Megysi & O'Daniel 2020) which might counterbalance the cost of egg production in females. Finally, if the cost of reproduction on survival was sex-biased, we would expect a higher

probability of skipping reproduction in the sex with the highest survival rate, since sabbatical years increase adult survival (Bradshaw & McMahon 2008).

## Materials and methods

### Species and study populations

Bulwer's petrel is a small (*ca.* 95 g) Procellariiforme. In the Atlantic Ocean, it breeds on small islets and islands throughout all Macaronesian archipelagos (Brooke 2004, Flood & Fisher 2011). Like all Procellariiform species, it is socially monogamous, lays a single egg per breeding attempt, and incubation and chick-rearing are carried out by both sexes (Brooke 2004). Chicks fledge at two months of age and return to natal colonies from two-years-old onwards (Warham 1990, Brooke 2004). However, the average age at first breeding is six years (Brooke 2004).

Fieldwork was carried out in two different populations of the Macaronesian archipelagos: Vila Islet (hereafter Vila, Azores Islands; 36°55' N, 25°10' W; *ca.* 50 breeding pairs; J. Bried unpublished data; Ramírez et al. 2009) and Montaña Clara Islet (hereafter M.Clara, Canary Islands; 29°18' N, 24°38' W; <100 breeding pairs; Cruz-Flores et al. 2019).

### Capture-mark-recapture sampling strategy

At both colonies, we captured birds in their burrows, and every individual was ringed with a unique stainless-steel ring at its first capture, and we registered every recapture afterwards. The dataset considered 1,450 encounters from the two study colonies: Vila (*n*=261 adults, data from 2007-2012 and 2016) and M.Clara (*n*=416, 2010-2018). The reproductive performance of the individuals was also recorded each year during the whole sampling period on Vila, and for 2015-2018 on M.Clara. Several birds were sexed molecularly, following Fridolfsson & Ellegren (1999): 46 males and 45 females on Vila, and 46 males and 24 females on M.Clara; the sex remained unknown for the others.

### CMR models and statistical analyses

We first evaluated whether the general model for single-state data with only time-dependent parameters (Cormack-Jolly-Seber [CJS] model) could be an acceptable starting point for our dataset. To do so, we carried out standard goodness-of-fit (GOF) tests using U-CARE 2.3.4 (Choquet et al. 2009a).

Second, to construct our model, we defined five states: breeders and non-breeders, both by sex, plus dead (S1 File). After unshown preliminary models, we considered that the individuals that had not been sexed were a mixture of 50% males and 50% females as explained in S1 File. We modeled survival ( $\Phi$ , probability that an individual alive at Year *t* survives until Year *t*+1) as either constant (*c*), conditioned on colony, sex, or depending on the breeding status (breeders vs. non-breeders), or on the breeding status by sex. In addition, we modeled the probability of transitions between breeding statuses, since we were interested in the proportion of breeding adults



that become non-breeders (i.e., that perform reproductive skipping behavior). We also checked if differences occurred between colonies.

Regarding the detection process, we considered the alternative events of being or not being detected with capture probability ( $p$ , probability that a Bulwer's petrel alive and present at the breeding colony at Year  $t$  is captured during Year  $t$ ; S1 File). We started modeling capture probabilities depending on colony and time, in order to set the years with missing data for each colony. For those individuals detected, we defined six possible events related to their reproductive performance/status: (1) successful breeders, (2) breeders that failed during incubation, (3) breeders that failed during chick-rearing, (4) breeders with unknown reproductive performance, (5) non-breeders and (6) individuals whose reproductive performance was unknown. We constructed a multievent model with uncertainty to define how events relate to each of the five states (defined in S1 File; Pradel 2005).

CMR models were run using E-SURGE 2.1.4 (Choquet et al. 2009b), and model selection was based on the Akaike Information Criterion corrected for overdispersion and small sample sizes (QAICc; Burnham & Anderson 2002). The model with the lowest QAICc has the best compromise between bias and variance (Burnham et al. 2011). In addition, Akaike weights were calculated as an index of the relative plausibility of each model (Wagenmakers & Farrell 2004).

## Results

The overall GOF test for the CJS model was not significant, making it an acceptable point of reference for further models (S1 Table in S1 File).

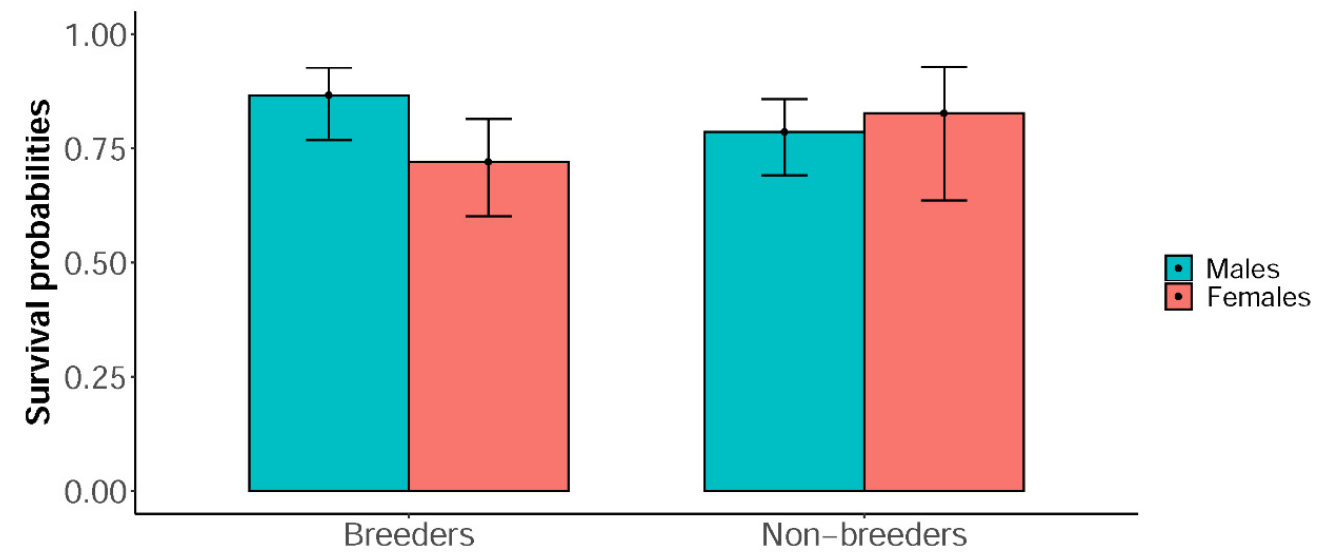
According to the best-supported model, survival probabilities differed for each combination of breeding status and sex, but not among colonies. Transitions probabilities between breeding statuses were similar between colonies, and capture probabilities varied between colonies and among years, and also between breeding statuses and between sexes (Model 9 in Table 1). Breeding males survived better than non-breeding males (means  $\pm$  SE:  $0.89 \pm 0.04$  and  $0.79 \pm 0.04$ , respectively), whereas breeding females survived less well than non-breeding females ( $0.72 \pm 0.05$  and  $0.82 \pm 0.07$ ; Figure 1). Thus, breeding males had the highest survival rate while breeding females had the lowest survival rate (Figure 1).

Our assessment of transition rates among breeding statuses showed that the proportion of individuals that took one or several sabbatical years was higher for males ( $0.41 \pm 0.05$ ) than for females ( $0.23 \pm 0.05$ ; Figure 2). Similarly, the proportion of non-breeding individuals that breed the following year was higher in males ( $0.46 \pm 0.04$ ) than in females ( $0.31 \pm 0.06$ ; Figure 2).

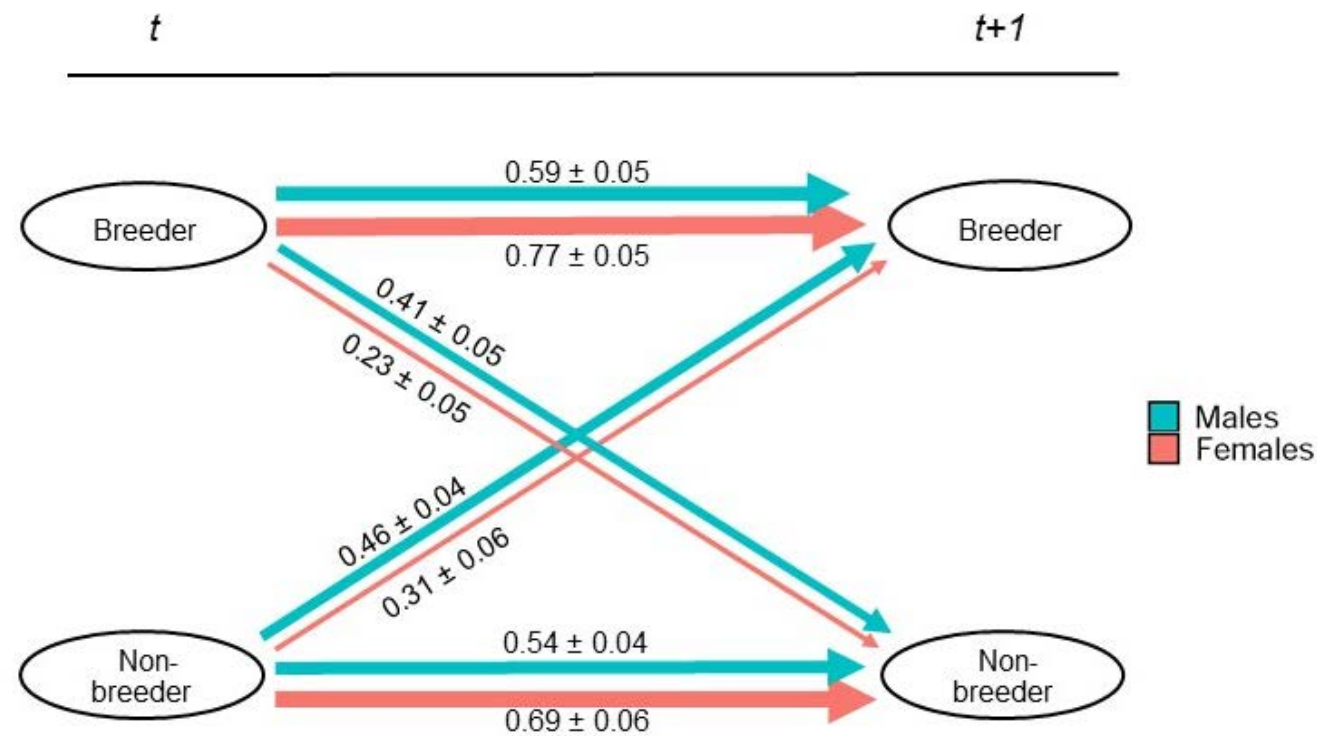
**Table 1.** Results of capture-mark-recapture models for Bulwer's petrel with different breeding statuses (breeders and non-breeders) at two colonies (Vila and M. Clara). We modeled Initial States (IS), survival ( $\Phi$ ), transitions between breeding statuses (TBS) and capture (p) probabilities depending on time, sex (without differentiating breeding statuses), breeding status (without distinguishing sexes; breedStatus) and for each combination of breeding status and sex (breedStatus\*sex). We started to model capture probabilities with differences between colonies and among years (colony\*time) in order to set years without data for each colony. We modeled transitions between breeding statuses from the model with the lowest QAICc obtained when modeling survival probabilities. We modeled transitions between breeding statuses as different for each colony (colony) or equal for both colonies (colony). Finally, we modeled capture probabilities from the model with the lowest QAICc obtained when modeling survival probability and transitions between breeding statuses, as different between breeding statuses, between sexes, and between breeding statuses and between sexes together (breedStatus & sex). Within each group of models (A-D), we provide models with QAICc values in ascending order.

		np	Dev	QAICc	$\Delta$ QAICc	Weight
<b>A) Modeling Initial States probabilities (IS):</b>						
1. IS(breedStatus/sex*time)	$\Phi(c)$					
	TBS(colony)	67	5,883.6	6,024.2	53.9	0.00
2. IS(breedStatus/sex)	$\Phi(c)$	45	5,945.5	6,038.4	68.1	0.00
<b>B) Modeling survival probabilities (<math>\Phi</math>):</b>						
3. IS(breedStatus/sex*time)	$\Phi(\text{breedStatus/sex})$	70	5,860.6	6,007.8	37.5	0.00
4. IS(breedStatus/sex*time)	$\Phi(\text{sex})$	68	5,865.4	6,008.2	37.9	0.00
5. IS(breedStatus/sex*time)	$\Phi(\text{breedStatus/sex*colony})$	74	5,855.7	6,011.8	41.5	0.00
6. IS(breedStatus/sex*time)	$\Phi(\text{breedStatus})$	68	5,877.5	6,020.3	50.0	0.00
7. IS(breedStatus/sex*time)	$\Phi(\text{colony})$	68	5,881.4	6,024.2	53.9	0.00
<b>C) Modeling transitions among breeding status probabilities (TBS):</b>						
8. IS(breedStatus/sex*time)	$\Phi(\text{breedStatus/sex})$	66	5,867.0	6,005.4	35.1	0.00
<b>D) Modeling capture probabilities (p)</b>						
9. IS(breedStatus/sex*time)	$\Phi(\text{breedStatus/sex})$	<b>70</b>	<b>5,823.1</b>	<b>5,970.3</b>	<b>0.0</b>	<b>1.00</b>
10. IS(breedStatus/sex*time)	$\Phi(\text{breedStatus/sex})$	68	5,839.1	5,981.9	11.6	0.00
11. IS(breedStatus/sex*time)	$\Phi(\text{breedStatus/sex})$	66	5,867.4	6,005.8	35.5	0.00

(c) is constant; 'np' number of estimated parameters; 'Dev' deviance; 'QAICc' quasi-likelihood Akaike information criterion values for overdispersion and small samples; ' $\Delta$ QAICc' difference between a specific model and the model with the lowest QAICc value (in bold). Weight is the probability that a model is the expected best model based on QAICc.



**Figure 1.** Survival probabilities ( $\pm$  IC 95%) of breeding and non-breeding adult Bulwer's petrels obtained from the best supported model (see Table 1). Data from Vila and M.Clara Islet are included, but the best-supported model does not include differences in survival between populations when considering breeding status and sex.



**Figure 2.** Probability of transitions among breeding statuses ( $\pm$ SE). Arrow width is proportional to the probability value.

## Discussion

In this study, we evaluated whether current reproduction influences future survival in a long-lived seabird, here Bulwer's petrel, and whether adults of long-lived species use the reproductive skipping behavior to compensate for possible costs of reproduction on survival.

Contrary to our expectations, the differences we found between sexes concerning the survival of breeders and non-breeders suggest that the cost of reproduction on survival is sex-biased (Figure 1). On the one hand, the better survival of breeding males compared to non-breeding males suggests that the cost of reproduction on survival that breeding males could face is diluted by the fact that, most probably, only high-quality males have access to reproduction. Similar results were found for a related species, Monteiro's Storm-petrel (*Hydrobates montei*), where breeders (successful or failed) survive better than non-breeders, regardless of sex (Robert et al. 2012). On the other hand, the lower survival rate observed in breeding females compared to non-breeding females suggests that females pay a high cost of reproduction in terms of survival. This cost could be due to different facts, which are not mutually exclusive. First, only females face the cost of egg production and laying, which makes them invest more resources during breeding than males, as it was found in many species (e.g., females of greater flamingo [*Phoenicopterus roseus*] during their first breeding attempt; Tavecchia et al. 2001, Williams 2005). Also, breeding females may also be forced to increase their foraging effort during the breeding season because of inter-sexual competition, as it has been suggested for several seabird species, both monomorphic and dimorphic (e.g., wedge-tailed shearwater [*Ardenna pacifica*] and northern giant petrel [*Macronectes halli*]; Gonzalez-Solis et al. 2000, Peck & Congdon 2006). In addition, our result suggests that the costs faced by males, from the pre-laying stage until the end of the chick-rearing period, seem to be lower than those faced by females during the same period, although males 1) spend more time ashore than females during the pre-laying period, when they have to defend their nests against conspecifics (Warham 1990), and 2) may invest more than females during incubation and/or chick-rearing (Gray & Hamer 2001, Peck & Congdon 2006, Megysi & O'Daniel 2020). The sex-bias we found in survival might affect the adult sex ratio (Székely et al. 2014) and, although it is important to consider also the hatchling sex ratio, a biased adult sex ratio can menace the viability of the population (Grayson et al. 2014).

The difference between sexes concerning the transition rates between breeding statuses, with the proportion of sabbatical males being almost twice that of females (Figure 2), suggests that Bulwer's petrel males skip breeding more often than females. This result contrasts with that found for the same species on Selvagem Grande, where the proportion of sabbatical individuals during a given year (about the 19% of former breeders) was similar between sexes (Mougin 1997). The high proportion of sabbatical males we found suggests that males reduce their breeding investment in favor of their survival, as expected for long-lived species (Pilastro et al. 2003). However, Bulwer's petrel females skipped fewer breeding years than males, contrary to the females of some other long-lived species which use this strategy to optimize their lifetime reproductive output (Desprez et al. 2018). Therefore, the low survival rate observed in breeding female Bulwer's petrels is most likely a consequence of the cumulative cost of reproduction they experience, as was observed in western gulls (*Larus occidentalis*; Pyle et al. 1997).

Differences in breeding frequency between sexes can lead females to change partner. Therefore, sabbatical years can be a cause of divorce in seabirds (Bried & Jouventin 2002, Weimerskirch et al. 2015), including in Bulwer's petrel (Mougin 1996). In this sense, a high incidence of divorces could result in more breeding opportunities for other individuals. This might explain why the proportion of non-breeders that resume breeding in subsequent year is also higher in males than in females. However, the proportion of sabbatical birds that resume breeding is higher than the proportion of breeders that become sabbatical. This result could suggest that, under the assumption that the number of available burrows does not change considerably from year to year, the low survival rates we have found in our Bulwer's petrels populations in comparison with other Procellariiform species (see review in Bried & Jouventin 2002) might result in some burrows left vacant for reproduction each year. The high adult mortality rate observed in the Bulwer's petrel from Vila and M. Clara might explain the fact that, for both sexes but especially for males, the probability to take a sabbatical year is rather high when compared to other Procellariiform species (Bradley et al. 2000, Jean-Louis et al. 2000) or even with other Bulwer's petrel populations (Mougin 1997). Therefore, Bulwer's petrels, and particularly males, could reduce their breeding investment by skipping reproduction in order not to jeopardize their survival and to guarantee their future reproduction.

## References

- Ackerman JT, Eadie JM (2003) Current versus future reproduction: an experimental test of parental investment decisions using nest desertion by mallards (*Anas platyrhynchos*). *Behav Ecol Sociobiol* 54:264–273.
- Bradley JS, Wooller RD, Skira IJ (2000) Intermittent breeding in the short-tailed shearwater *Puffinus tenuirostris*. *J Anim Ecol* 69:639–650.
- Bradshaw CJA, McMahon CR (2008) Fecundity. In: *Encyclopedia of Ecology*. Elsevier, p 1535–1543
- Braendle C, Heyland A, Flatt T (2001) Integrating mechanistic and evolutionary analysis of life history variation. In: *Mechanisms of Life History Evolution*. Flatt T, Heyland A (eds) Oxford University Press Inc., New York, United States, p 3–10
- Bried J, Jouventin P (2002) Site and mate choice in seabirds: an evolutionary approach. In: *Biology of Marine Birds*. Schreiber EA, Burger J (eds) CRC Press, Boca Raton, Florida, p 263–305
- Brooke M (2004) Albatrosses and petrels across the world. Oxford University Press, Oxford.
- Burnham KP, Anderson DR, Huyvaert KP (2011) AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: Some background, observations, and comparisons. *Behav Ecol Sociobiol* 65:23–35.
- Choquet R, Lebreton JD, Gimenez O, Reboulet AM, Pradel R (2009a) U-CARE: Utilities for performing goodness of fit tests and manipulating CAPture-REcapture data. *Ecography* 32:1071–1074.
- Choquet R, Rouan L, Pradel R (2009b) Program E-SURGE: a software application for fitting multievent models.
- Cruz-Flores M, Ramos R, Sardá-Serra M, López-Souto S, Militão T, González-Solís J (2019) Migración y ecología espacial de la población española de petrel de Bulwer. Monografía nº 4 del programa Migra. SEO/BirdLife (ed) Madrid.
- Desprez M, Gimenez O, McMahon CR, Hindell MA, Harcourt RG (2018) Optimizing lifetime reproductive output: Intermittent breeding as a tactic for females in a long-lived, multiparous mammal. *J Anim Ecol* 87:199–211.

- Flood B, Fisher A (2011) Multimedia identification guide to North Atlantic seabirds: Storm-petrels & Bulwer's Petrel.
- Fridolfsson A-K, Ellegren H (1999) A simple and universal method for molecular sexing of non-ratite birds. *J Avian Biol* 30:116–121.
- González-Solís J, Croxall JP, Wood AG (2000) Sexual dimorphism and sexual segregation in foraging strategies of northern giant petrels *Macronectes halli* during the incubation period. *Oikos* 90:390–398.
- Gray CM, Hamer KC (2001) Food- provisioning behaviour of male and females Manx shearwaters, *Puffinus puffinus*. *Anim Behav* 62:117–121.
- Grayson KL, Mitchell NJ, Monks JM, Keall SN, Wilson JN, Nelson NJ (2014) Sex ratio bias and extinction risk in an isolated population of tuatara (*Sphenodon punctatus*). *PLoS One* 9:e94214.
- Jean-Louis M, Jouanin C, Francis R (2000) Démographie du puffin cendré *Calonectris diomedea* de Selvagem Grande (30° 09' N, 15° 52' W). *Rev d'Ecologie* 55:275–290.
- Kaitala A, Espadaler X, Lehtonen R (2000) Ant predation and the cost of egg carrying in the golden egg bug: experiments in the field. *Oikos* 89:254–258.
- Kendall WL, Converse SJ, Doherty PF, Naughton MB, Anders A, Hines JE, Flint E (2009) Sampling design considerations for demographic studies: a case of colonial seabirds. *Ecol Appl* 19:55–68.
- Linden M, Møller AP (1989) Cost of reproduction and covariation of life history traits in birds. *Trends Ecol Evol* 4:367–371.
- Lindström J (1999) Early development and fitness in birds and mammals. *Trends Ecol Evol* 14:343–348.
- Megysi JL, O'Daniel DL (2020) Bulwer's Petrel (*Bulweria bulwerii*). *Birds of the World*.
- Metcalf NB, Monaghan P (2001) Compensation for a bad start: grow now, pay later? *Trends Ecol Evol* 16:254–260.
- Mougin J-L (1997) Aperçus sur la démographie du pétrel de bulwer *Bulweria bulwerii* de Selvagem Grande. In: *Boletim do Museu Municipal do Funchal*.
- Mougin J-L (1996) Faithfulness to mate and nest site of Bulwer's petrel *Bulweria bulwerii* at Selvagem Grande. *Mar Ornithol* 24:15–18.
- Owens IPF, Bennett PM (1994) Mortality costs of parental care and sexual dimorphism in birds. *Proc R Soc B* 257:1–8.
- Peck DR, Congdon BC (2006) Sex-specific chick provisioning and diving behaviour in the wedge-tailed shearwater *Puffinus pacificus*. *J Avian Biol* 37:245–251.
- Pilastro A, Tavecchia G, Guglielmo M (2003) Long living and reproduction skipping in the fat dormouse. *Ecology* 84:1784–1792.
- Pradel R (2005) Multievent: An extension of multistate capture-recapture models to uncertain states. *Biometrics* 61:442–447.
- Pugesek BH, Wood P (1992) Alternate reproductive strategies in the California gull. *Evol Ecol* 6:279–295.
- Pyle P, Nur N, Sydeman WJ, Emslie SD (1997) Cost of reproduction and the evolution of deferred breeding in the western gull. *Behav Ecol* 8:140–147.
- Ramírez I, Geraldez P, Merinho A, Amorim P, Paiva VH (2009) Áreas Importantes para as Aves Marinhas em Portugal. Sociedade Portuguesa Para o Estudo das Aves, Lisboa.



- Robert A, Paiva VH, Bolton M, Jiguet F, Bried J (2012) The interaction between reproductive cost and individual quality is mediated by oceanic conditions in a long-lived bird. *Ecology* 93:1944–1952.
- Roff DA (1993) *Evolution Of Life Histories : Theory and Analysis*. Chapman and Hall.
- Rompré G, Robinson WD (2008) Predation, nest attendance, and long incubation periods of two Neotropical antbirds. *Ecotropica* 14:81–87.
- Sanz-Aguilar A, Tavecchia G, Genovart M, Igual JM, Oro D, Rouan L, Pradel R (2011) Studying the reproductive skipping behavior in long-lived birds by adding nest inspection to individual-based data. *Ecol Appl* 21:555–564.
- Seigel RA, Huggins MM, Ford NB (1987) Reduction in locomotor ability as a cost of reproduction in gravid snakes. *Oecologia* 73:481–485.
- Stearns SC (1992) *The evolution of life histories*. Press NY: OU (ed).
- Stearns SC, Roff DA (1992) *The evolution of life histories*. Press NY: OU (ed) Chapman and Hall, New York.
- Székely T, Liker A, Freckleton RP, Fichtel C, Kappeler PM (2014) Sex-biased survival predicts adult sex ratio variation in wild birds. *Proc R Soc B* 281:20140342.
- Tavecchia G, Pradel R, Boy V, Johnson AR, Cezilly F, Jan N (2001) Sex- and age-related variation in survival and cost of first reproduction in Greater Flamingos. *Ecology* 82:165–174.
- Verboven N, Tinbergen JM (2002) Nest desertion: a trade-off between current and future reproduction. *Anim Behav* 63:951–958.
- Wagenmakers E-J, Farrell S (2004) AIC model selection using Akaike weights. *Psychon Bull Rev* 11:192–196.
- Warham J (1990) *The petrels: their ecology and breeding systems*. Academic Press, London, UK.
- Weimerskirch H, Delord K, Guitteaud A, Phillips RA, Pinet P (2015) Extreme variation in migration strategies between and within wandering albatross populations during their sabbatical year, and their fitness consequences. *Sci Rep* 5:8853.
- Williams TD (2005) Mechanisms underlying the costs of egg production. *Bioscience* 55:39.48.

## S1 File. Model definition, goodness-of-fit (GOF) tests and results

For modelling Capture-Mark-Recapture data depending on the breeding status (breeders and non-breeders) we defined five different states: Non-breeder (NB) and breeder (B), both divided by sex (m: males; f:females); and dead (D). The initial probabilities associated to the different states represent the proportion of birds encountered in these states when first marked (M0 and M1). First (M0), we defined if our sexed animals belong to the males ( $\Pi$  fixed to 1) or females group ( $\Pi$  fixed to 0), and we defined the non-sexed group as 50% males and 50% females ( $\Pi$  fixed to 0.5). Animals cannot begin their encounter history in dead state (D). Second (M1), we defined whether males (m) or females (f) were or not breeding (Non-breeder males (NBm), Breeding males (Bm), Non-breeder females (NBf) and breeding females (Bf)):

	<b>m</b>	<b>f</b>	<b>D</b>
M0=	$\Pi$	$1-\Pi$	0

		<b>Bm</b>	<b>NBm</b>	<b>Bf</b>	<b>NBf</b>
M1=	<b>m</b>	$q_1$	$1-q_1$	0	0
	<b>f</b>	0	0	$q_2$	$1-q_2$

As transitions, we modeled the survival probabilities associated with each state (M2):

		<b>Bm</b>	<b>NBm</b>	<b>Bf</b>	<b>NBf</b>	<b>D</b>
	<b>Bm</b>	$\Phi_1$	0	0	0	$1-\Phi_1$
	<b>NBm</b>	0	$\Phi_2$	0	0	$1-\Phi_2$
M2=	<b>Bf</b>	0	0	$\Phi_3$	0	$1-\Phi_3$
	<b>NBf</b>	0	0	0	$\Phi_4$	$1-\Phi_4$
	<b>D</b>	0	0	0	0	1

We modeled capture probabilities (M3; NC means not captured) proper to each state (reproductive performance/status):

		<b>NC</b>	<b>Bm</b>	<b>NBm</b>	<b>Bf</b>	<b>NBf</b>
	<b>Bm</b>	$1-p_1$	$p_1$	0	0	0
	<b>NBm</b>	$1-p_2$	0	$p_2$	0	0
M3=	<b>Bf</b>	$1-p_3$	0	0	$p_3$	0
	<b>NBf</b>	$1-p_4$	0	0	0	$p_4$
	<b>D</b>	1	0	0	0	0

And eventually we related the captured individuals to the possible events (outcome of the observation at the colony; M4) with the constrain that  $b_{22}+b_{23}+b_{24}+b_{25}+b_{27}=1$ .

	Not Found	Successful Breeder	Failure at Incubation	Failure at chick-rearing	Breeder with unknown reproductive performance	Non-breeder	Unknown reproductive performance
NC	1	0	0	0	0	0	0
Bm	0	$b_{22}$	$b_{23}$	$b_{24}$	$b_{25}$	0	$b_{27}$
M4= NBm	0	0	0	0	0	$1-b_{37}$	$b_{37}$
Bf	0	$b_{22}$	$b_{23}$	$b_{24}$	$b_{25}$	0	$b_{27}$
NBf	0	0	0	0	0	$1-b_{37}$	$b_{37}$

**S1 Table.** Results of goodness-of-fit (GOF) tests for the single-state Cormack-Jolly-Seber (CJS), with colony (M.Clara and Vila) and sex (not sexed, males and females) as group. As GOF tests are not available for multievent models, we carried out GOF tests for CJS model for simplicity.

Colony	Sex	Test 3SR			Test 3SM			Test 2CT			Test 2CL			Sum of Tests		
		df	X <sup>2</sup>	P	df	X <sup>2</sup>	P	df	X <sup>2</sup>	P	df	X <sup>2</sup>	P	df	X <sup>2</sup>	P
Vila	No sexed	4	1.60	0.81	0.81	5.06	0.17	4	4.02	0.40	1	0.00	1.00	100	101.57	0.44
	Males	5	2.17	0.83	0.83	1.7425e-31	1.00	3	1.32	0.72	2	0.00	1.00			
	Females	4	0.85	0.93	0.93	2.57	0.46	4	3.97	0.41	3	1.64	0.65			
	No sexed	7	15.55	0.03	0.03	7.23	0.41	6	8.01	0.24	5	4.79	0.44			
M.Clara	Males	5	6.77	0.24	0.24	11.15	0.02	4	7.03	0.13	2	2.91	0.24			
	Females	6	1.66	0.95	0.95	4.00	0.55	6	7.93	0.24	5	1.34	0.93			

Test 3SR and 3SM evaluate if all individuals present at the same date have equal future prospects whatever their past capture history, while Test 2CT and 2CL evaluate whether they are currently captured or not (Burnham & Anderson 2002). 'df': degrees of freedom; 'X<sup>2</sup>': Pearson's chi-squared statistic; 'P': significance of the X<sup>2</sup> test.

## References

Burnham KP, Anderson DR (2002) Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach, 2nd ed. Springer, New York.







---

DISCUSIÓN GENERAL

---





Esta tesis tiene como objetivos profundizar en los rasgos del ciclo vital de una especie longeva y migratoria, el petrel de Bulwer (*Bulweria bulwerii*), y evaluar su utilidad como especie centinela del medio marino oceánico. Específicamente, nos propusimos profundizar (1) en su estrategia de búsqueda de alimento, (2) en su estrategia migratoria y (3) en la influencia de la reproducción sobre la ecología trófica y supervivencia del petrel de Bulwer. Para ello, evaluamos diferentes características de su ciclo de vida estudiando aspectos relativos a su demografía, ecología del movimiento y ecología trófica, y utilizando una serie de métodos de manera transversal a los tres objetivos específicos: captura-marcaje-recaptura, tecnología de seguimiento remoto, estudio convencional de dieta y análisis de isótopos estables, siendo este último además evaluado como marcador geográfico para el estudio de las migraciones oceánicas.

## **1. Estrategia de búsqueda de alimento del petrel de Bulwer**

En el Capítulo 1 de esta tesis, analizamos la dieta del petrel de Bulwer a partir del análisis de regurgitados espontáneos de adultos reproductores del islote de Montaña Clara (Lanzarote, Islas Canarias). A lo largo de tres años de muestreo, encontramos que la mayor parte de las presas halladas en los regurgitados eran peces (65,6%), seguidos de cefalópodos (28,1%) y crustáceos (6,3%), aunque se encontraron importantes diferencias entre los tres años. La mayoría de las especies de peces eran mesopelágicas (que habitan entre 200 y 1.000 metros de profundidad), como los mictófidos y sternoptíquidos. Estos peces, así como muchas especies de cefalópodos, realizan migraciones verticales diarias subiendo en la columna de agua. Gracias a este ascenso, permanecen accesibles durante toda la noche a depredadores nocturnos que, como el petrel de Bulwer, no podrían acceder a ellas a profundidades más bajas. La dieta del petrel de Bulwer, así como la importancia de los peces mesopelágicos en su alimentación, ya había sido estudiada para otras poblaciones de esta especie en Azores, Madeira y Salvajes (Zonfrillo 1986, Neves

et al. 2011, Waap et al. 2017). Nuestro estudio corroboró dicha información y aportó por primera vez datos de la dieta del petrel de Bulwer en Canarias.

En cuanto a las zonas principales de alimentación, en el Capítulo 1 hemos mostrado que, durante la época de cría, el petrel de Bulwer del islote de Montaña Clara se alimenta principalmente alrededor de la colonia de cría. Su distribución es el reflejo de su comportamiento como *central place forager* (Orians & Pearson 1979), es decir, los individuos deben volver recurrentemente a la colonia de cría tras un corto período de tiempo buscando alimento, ya sea para recuperarse del esfuerzo reproductivo o para cebar a su pollo. Además, es posible que la captura de presas en las zonas cercanas a la colonia disminuya la disponibilidad de las mismas entorno a la colonia, lo que se conoce como el halo de Ashmole (Birt et al. 1987, Oppel et al. 2015). Quizá por ello los petreles extienden su área de distribución hacia la zona de las Islas Azores, la cual visitan de manera consistente a lo largo de los años de estudio. Esta zona ya había sido descrita como importante para el petrel de Bulwer de otras islas, como las Islas Salvajes (Dias et al. 2016), y su importancia parece estar relacionada con la concentración de montes submarinos, que dan lugar a aguas menos profundas. Es conocido que los animales de niveles tróficos intermedios que realizan migraciones verticales diarias cerca de los montes submarinos, se ven desplazados por advección sobre los montes submarinos y son subsecuentemente atrapados en ellos cuando intentan descender al amanecer, creando una zona de alimentación para los depredadores durante el día (Polovina 2009, De Forest & Drazen 2009). Es por ello que estos montes submarinos son un punto caliente de vida marina donde se pueden encontrar numerosos depredadores (Morato et al. 2008). El petrel de Bulwer, a pesar de considerarse una especie de alimentación principalmente nocturna, podría aprovechar estos montes submarinos durante el día para compensar las necesidades energéticas de la época de cría.

La importancia de los montes submarinos podría tener relación con el resultado que encontramos cuando evaluamos el índice de vuelo nocturno de los petreles de Bulwer (Capítulo 1, Figura 19, página 63). Durante la época de cría, los petreles de Bulwer parecen dedicar al vuelo la misma cantidad de tiempo nocturno que diurno. Esto posiblemente sea debido a las grandes distancias que tienen que recorrer hasta alcanzar la zona de las Azores, donde pueden depredar durante la noche sobre las presas que realizan migraciones verticales diarias y, quizá durante el día, sobre las presas atrapadas en los montes submarinos. Sin embargo, el mayor porcentaje de vuelo nocturno durante la época de invernada con respecto a la época de cría podría estar relacionado, además de con una menor demanda de energía con relación a la época de cría, con la ausencia de grandes agrupaciones de montes submarinos en la zona pelágica donde se distribuyen durante la época de invernada (Anexo 2, Figura 1, página 219). Esto obligaría a los petreles a acceder a las presas exclusivamente de noche, cuando realizan migraciones verticales diarias. Además, en aquellas zonas donde hay un número mayor de montes submarinos, como en la costa de Brasil, el porcentaje de vuelo diurno parece ser mayor (Anexo 2, Figura 1, página 219). Desafortunadamente, la falta de precisión de los geolocalizadores por niveles de luz (Phillips et al. 2004), impide evaluar estadísticamente y de forma rigurosa si existe una relación entre el porcentaje de vuelo diurno y las zonas de menor batimetría durante la época de invernada de los individuos.

Por último, la importancia de las presas mesopelágicas en la dieta del petrel de Bulwer, quedó además reflejada en los resultados del Capítulo 3. En este capítulo, evaluamos cómo la supervivencia del petrel de Bulwer podría verse influenciada por diferentes variables ambientales, tanto durante la época de cría como durante la época de invernada. Los resultados mostraron que la temperatura de la superficie marina (TSM) de la zona y época de cría era la variable más influyente en su supervivencia adulta (Capítulo 3, Tabla 2, página 112) y, tal y como ocurre con otras aves marinas (Jenouvrier et al. 2003, Ramos et al. 2012), la supervivencia del petrel de Bulwer disminuye al aumentar la TSM. Posiblemente, este efecto se produzca de forma indirecta a través de la red trófica, ya que el aumento en TSM puede tener un impacto en la disponibilidad de las presas. En este sentido, es conocido que la TSM, entre otros factores, contribuye a la distribución y composición de las comunidades de mictófidios, ya que las distintas especies pueden tener preferencia por unos rangos de temperatura determinados (Olivar et al. 2016). Los mictófidios pueden desplazarse verticalmente y en el gradiente costa-alta mar para elegir de forma activa los lugares con condiciones ambientales que les sean favorables modificando, por tanto, sus distribuciones (Milligan & Sutton 2020). Este resultado es de gran importancia bajo el contexto de cambio climático, ya que, incluso siguiendo las proyecciones de TSM para un escenario estricto de mitigación de gases de efecto invernadero, las poblaciones de petrel de Bulwer podrían ver fuertemente reducida su supervivencia en el futuro como consecuencia del cambio climático (Capítulo 3, Figura 2, página 113).

Así pues, a partir de distintas metodologías, muestreos y aproximaciones ecológicas, concluimos que el petrel de Bulwer se alimenta principalmente de especies mesopelágicas, ya sea cuando quedan disponibles en la superficie del mar durante la noche o aprovechando su disponibilidad durante el día en los montes submarinos. Posiblemente esto implica que los petreles de Bulwer sean más diurnos durante la época de cría, donde los montes submarinos son más abundantes, que durante la época de invernada.

## 2. Estrategia migratoria seguida por el petrel de Bulwer

Debido a la escasez de conocimiento sobre las migraciones de los grandes depredadores oceánicos y la dificultad de su estudio, en el Capítulo 2 nos propusimos evaluar la idoneidad del análisis de isótopos estables para el estudio de las grandes migraciones oceánicas, y, por tanto, de las estrategias migratorias en este medio. En nuestro caso, estudiamos los valores de isótopos estables de nitrógeno ( $\delta^{15}\text{N}$ ) y carbono ( $\delta^{13}\text{C}$ ) de plumas de petrel de Bulwer crecidas durante la época de invernada, y evaluamos si los valores de los animales que pasaron la época de invernada en el Atlántico Central y los que lo hicieron en el Atlántico Sur eran suficientemente diferentes para asignar correctamente los individuos a una de las dos zonas de invernada. Los resultados mostraron un alto porcentaje de asignación correcta a las dos zonas principales de invernada, mediante el uso de una función discriminante. En concreto, la octava pluma secundaria (S8) y sexta pluma rectriz (S6) asignaron correctamente el 92 y el 81% de los animales a sus zonas de invernada, respectivamente, de los cuales conocíamos previamente la zona de invernada gracias al seguimiento con geolocalizadores por niveles de luz. Así pues, la función discriminante desarrollada en este trabajo pudo ser empleada para conocer la zona de invernada de numerosos individuos de esta misma especie, simplemente evaluando los valores de isótopos estables de sus tejidos, y sin necesidad de haber capturado los individuos con anterioridad. Este método se puede emplear para el estudio de la migración tanto de individuos vivos como de individuos muertos, a

partir de tejidos extraídos de cadáveres. En este sentido, durante el desarrollo del Capítulo 2 pudimos comprobar la aplicabilidad del método y funciones discriminantes para determinar la zona de invernada de un petrel de Bulwer aparecido muerto en el interior de Alemania, en 2015 (Hachenberg et al. 2017). Dichos resultados nos permitieron concluir que el animal había invernado en la zona del Atlántico Central, aportándonos información valiosa sobre este individuo que de otro modo hubiese pasado inadvertida. Finalmente, bajo ciertas premisas y limitaciones (discutidas en detalle en el capítulo correspondiente), el método y las funciones discriminantes aquí descritas para el estudio de estas migraciones oceánicas es generalizable a otras especies marinas migratorias, así como a otras especies de biología similares (p. ej., con las que compartan nivel trófico y tipo de presas). Por tanto, mediante este Capítulo 2, corroboramos la idoneidad del uso del análisis de isótopos estables para el estudio de las grandes migraciones de los depredadores marinos oceánicos, lo que podrá aportar luz a las áreas utilizadas por éstos a lo largo del año, cuya información se podrá utilizar en pro de su conservación.

La estrategia migratoria seguida por el petrel de Bulwer en el Atlántico, descrita en el Capítulo 1, se caracteriza por un patrón de migración parcial sobresaliente. En dicho patrón, parte los individuos de las colonias más septentrionales “sobresaltan” a los individuos de las colonias más meridionales durante la invernada, hasta llegar al hemisferio sur por debajo de los 15°. Concretamente, Ramos et al. (2015) relató que los individuos de petrel de Bulwer de Azores y Canarias realizaban grandes migraciones hasta el Atlántico Central y Sur, mientras que todos los individuos de Cabo Verde permanecían durante la época de invernada en el Atlántico Central, a poca distancia de sus zonas de cría, pudiendo considerar a estos últimos como residentes. Dicho trabajo justificaba este característico patrón migratorio a partir de preferencias diferenciales en el hábitat entre las poblaciones septentrionales y meridionales, así como una distinta disponibilidad de recursos en el Atlántico Central y Sur. Las migraciones sobresalientes son comunes en una gran variedad de especies de aves terrestres y algunas aves marinas costeras, cuyos lugares de cría se extienden a lo largo de un rango latitudinal (Boland 1990, Hansson & Akesson 2014). Sin embargo, la migración del petrel de Bulwer constituye el primer caso descrito de este tipo de migración en aves marinas oceánicas. En el Capítulo 1 de esta tesis, demostramos la consistencia interanual de dicho patrón y de las principales zonas de invernada de la especie a lo largo de ocho años de estudio en la colonia de cría del islote de Montaña Clara (Capítulo 1, Figura 12, página 56).

Nuestro trabajo reportó diferencias relevantes en el patrón migratorio y en la fenología migratoria entre los individuos que migran al Atlántico Central y aquellos que lo hacen más lejos, hasta el Atlántico Sur. Por ejemplo, los individuos que efectúan migraciones más largas hacia el Atlántico Sur realizan varias paradas migratorias o *stop-overs* hasta llegar a la zona principal de invernada, mientras que los individuos que migran al Atlántico Central realizan un movimiento migratorio sin paradas relevantes hasta llegar a la zona principal de invernada (Capítulo 1, Figura 11, página 55). Estas diferencias entre individuos de una misma población ya han sido reportadas para otras especies migratorias (Monti et al. 2018), y se consideran un modo de compensar el elevado gasto energético que supone una migración de larga distancia. En consecuencia, puesto que todos los petreles inician la migración postnupcial prácticamente a la vez, los individuos que migran al Atlántico Sur alcanzan su zona de invernada principal de uno a dos meses después que los que invernán el Atlántico Central. Esta diferencia en la llegada a la zona principal de invernada implica, además, diferencias en la actividad de los individuos: los individuos que pasan



la invernada en el Atlántico Central muestran el máximo de tiempo posados en agua en enero, mientras que en los que invernán en el Atlántico Sur este máximo ocurre en febrero, una vez los individuos han alcanzado la zona principal de invernada (Capítulo 1, Figura 17, página 61). Este mayor porcentaje de tiempo en agua posiblemente esté relacionado con el momento en el que los animales comienzan la muda. Los individuos del Atlántico Central, además, pasan una mayor proporción de tiempo posados en agua que los del Atlántico Sur, posiblemente debido al menor tiempo dedicado al vuelo para la migración, lo que sugiere que incurren en un menor gasto energético que los que migran al Atlántico Sur. Finalmente, la mayor duración de la migración prenupcial para los individuos que migran al Atlántico Sur con respecto a los del Atlántico Central, refleja un mayor esfuerzo para los del Atlántico Sur debido a la mayor distancia que deben recorrer. Por tanto, migrar al Atlántico Sur supone un mayor coste (por el menor tiempo de descanso disponible y la mayor distancia recorrida) que migrar al Atlántico Central. Este tipo de migración debe implicar una mayor calidad y disponibilidad de recursos en el Atlántico Sur durante la época de invernada que compense el sobre coste energético y en supervivencia de los petreles que migran al Atlántico Sur respecto a los que se quedan en el Atlántico Central (Hansson & Åkesson 2014, Ramos et al. 2015).

Por primera vez, pudimos evaluar la migración de algunos individuos de petrel de Bulwer de manera repetida durante varios años (hasta cinco). Los análisis exploratorios sugieren que existe una elevada consistencia interanual en las rutas migratoria seguidas y en las zonas de invernada elegidas por estos individuos (Capítulo 1, Figuras 14 y 15, páginas 58 y 59). La consistencia en las rutas y zonas de invernada ya había sido reportada anteriormente para otras aves marinas, si bien es cierto que algunas de éstas muestran cierta flexibilidad anual en función de las condiciones locales (Yamamoto et al. 2014, van Bemmelen et al. 2017). Posiblemente, esta misma situación ocurra en el petrel de Bulwer y, aunque algunos individuos muestren una gran consistencia, podría cambiar sus rutas y zonas de invernada para adaptarse a las condiciones ambientales, ya que durante la invernada no está condicionado por la situación de las colonias de cría. Esta posibilidad ganaría sentido a la luz de los resultados obtenidos en el Capítulo 3. En este capítulo, comprobamos que las variables ambientales que tienen una mayor influencia en la supervivencia del petrel de Bulwer son aquellas experimentadas durante la época de cría y no las de la época de invernada (Capítulo 3, Tabla 2, página 111). Ello posiblemente se deba a que, durante la época de cría, la distribución de los petreles está condicionada por las localizaciones de las islas en el Atlántico. Además, las aves marinas son generalmente muy fieles a las colonias de cría incluso bajo condiciones desfavorables (Igual et al. 2007, Coulson 2016). Sin embargo, durante la época de invernada, podrían evitar con más facilidad las condiciones ambientales desfavorables, cambiando ligeramente la ruta o la zona de invernada. El hecho de que las variables ambientales experimentadas durante la época de invernada afecten a la supervivencia en menor medida que aquellas experimentadas durante la cría, concordaría con el sentido de la evolución de la migración. En teoría, las diferentes estrategias migratorias han evolucionado gracias a la mayor supervivencia que obtienen los individuos que migran en comparación con aquellos que se quedan durante todo el año en el mismo lugar (Hansson & Åkesson 2014).

Por tanto, los resultados obtenidos en los Capítulos 1 y 3 de esta tesis, han permitido profundizar en la estrategia migratoria del petrel de Bulwer, en cómo la elección de la zona de invernada repercute en el comportamiento de los individuos y en su fenología migratoria, así como en la consistencia espacial de las rutas migratorias de algunos individuos y las zonas de invernada elegidas a lo largo de los años.

### 3. Implicaciones de la reproducción en la ecología trófica y supervivencia del petrel de Bulwer

A lo largo de los Capítulos 4 y 5 hemos abordado las implicaciones de la reproducción en diferentes rasgos del ciclo vital del petrel de Bulwer. En el Capítulo 4, hemos evaluado la influencia del estatus reproductivo (animales en incubación, cría del pollo y fallados en la reproducción) en la ecología trófica del petrel de Bulwer, a nivel espacial, de actividad y de dieta; y en el Capítulo 5 hemos evaluado la influencia de la reproducción sobre la supervivencia (comparando la supervivencia de individuos reproductores con individuos no reproductores) y cómo los individuos realizan años sabáticos (no reproductivos) para reducir su efecto.

En cuanto a la influencia de la reproducción en la ecología trófica abordada en el Capítulo 4, hemos visto que los petreles de Bulwer realizan viajes más largos (en distancia y tiempo) durante el periodo de incubación que durante la cría del pollo (Capítulo 4, Tabla 1, página 134), ya que en este último periodo se ven obligados a combinar viajes más largos, para su propia alimentación y recuperación de energía, con otros más cortos y frecuentes para alimentar al pollo. Esta estrategia, conocida como “alimentación dual” (*dual foraging strategy* en inglés) es común en muchos Procellariiformes (Congdon et al. 2005, Magalhães et al. 2008). Además, pudimos comprobar cómo los adultos durante la incubación y, sobre todo, durante la cría del pollo, tienen menos tiempo para descansar (pasan menos tiempo posados en el agua) que los adultos sin actividades reproductivas (Capítulo 4, Figura 2, página 135). Esto sugiere que los animales que tienen que desarrollar tareas reproductivas tienen un gasto mayor de energía. Además, esto podría reflejar un adelanto en la muda de los animales sin tareas reproductivas, como ha sido sugerido en otras especies (Ramos et al. 2018), ya que los datos de actividad de los geolocalizadores permiten inferir las estrategias generales de muda (Cherel et al. 2016). Por último, en este capítulo observamos que los adultos durante la cría del pollo parecen alimentarse de presas de menor valor energético (Capítulo 4, Figura 3, página 136), lo que podría sugerir que reservan las más nutritivas para alimentar a sus pollos, como los peces linterna y cefalópodos (Capítulo 4, Figura 4, página 137), como ha sido descrito para otras especies (Ojowski et al. 2001, Wilson et al. 2004). Por tanto, el mayor gasto energético de los adultos reproductores sumado a un cambio en la dieta en la fase de cría del pollo, podría implicar un coste reproductivo para esta especie que sería desigual entre estados reproductivos.

En el Capítulo 5, mostramos que el esfuerzo reproductivo impone un coste sobre la supervivencia adulta en el petrel de Bulwer. Sin embargo, este coste difiere entre sexos. Las hembras reproductoras muestran una supervivencia menor que las hembras no reproductoras, mientras que los machos reproductores tienen una supervivencia mayor que los machos no reproductores (Capítulo 5, Figura 1, página 160). En el caso de las hembras, el coste en supervivencia podría ser explicado por el esfuerzo de producción y puesta de huevo, en línea con lo que ha sido reportado en otras especies (Tavecchia et al. 2001, Williams 2005). Además, también podría deberse a que las hembras se vean obligadas a realizar un mayor esfuerzo en la búsqueda de alimento que los machos, tal y como ha sido reportado en otras aves marinas con dimorfismo sexual ligero o incluso en especies monomórficas (Gray & Hamer 2001, Peck & Congdon 2006). Sin embargo, de cumplirse esto último, esperaríamos encontrar una menor supervivencia en hembras que en machos, independientemente del estatus reproductivo, y no es lo que observamos en nuestros resultados (con escasa diferencia entre hembras y machos no reproductores). Además, aunque los viajes GPS que disponemos por periodo y sexo parecen mostrar que las hembras hacen viajes

de alimentación más largos que los machos en 2017 (Anexo 2, Figura 2, página 219), la ausencia de un patrón claro entre los dos años de seguimiento y el bajo número de viajes disponibles no nos permiten evaluar con garantías la posibilidad de una exclusión espacial entre sexos, por lo que sería interesante profundizar en ello en estudios futuros.

Por su parte, la mayor supervivencia de los machos reproductores frente a los no reproductores posiblemente se deba a que los machos con mayor calidad genética son aquellos que tienen acceso a la reproducción, ya sea por una mayor capacidad de defender el territorio y/o un mayor éxito en el emparejamiento. Esto último podría deberse a que las hembras tienden a seleccionar caracteres en los machos que son indicadores honestos de calidad genética, y que normalmente están asociados a ventajas en la eficacia biológica, como la producción de crías de más calidad (*“Good genes” theory*; Houtman 1992, Kirkpatrick 1996). Además, los machos presentan una mayor proporción de años sabáticos (cuando los animales reproductores deciden no reproducirse el año siguiente) que las hembras (Capítulo 5, Figura 2, página 160). Esta estrategia podría estar compensando el posible esfuerzo reproductivo de los machos permitiendo que tengan una mayor supervivencia que las hembras reproductoras. Esta estrategia concuerda con las predicciones de la Teoría de Estrategias de Vida para especies de vida larga, las cuales no ponen en riesgo su propia supervivencia (y por tanto sus futuras reproducciones) por un solo evento reproductivo (Stearns 1992). En el caso de las hembras, se reproducirían prácticamente todos los años, lo cual podría implicar un esfuerzo reproductivo acumulado que implicara un mayor coste en supervivencia, tal y como ha sido demostrado en otras especies de vida larga (Pyle et al. 1997). Esta interpretación sería consistente con la menor supervivencia de las hembras reproductoras frente a las no reproductoras, observadas en el presente estudio. Además, estas diferencias de supervivencia entre sexos podría implicar una proporción de sexos sesgada a favor de los machos, que disminuiría el tamaño efectivo de las poblaciones respecto al censo (Székely et al. 2014).

Por tanto, a partir de distintas metodologías concluimos que la reproducción supone costes en el petrel de Bulwer, principalmente a nivel energético (ya sea por una mayor actividad como por cambios en su alimentación), y que estos costes podrían reflejarse en su supervivencia, aunque los machos podrían estar contrarrestando dicho coste realizando una mayor proporción de años sabáticos.

#### 4. El petrel de Bulwer como centinela del medio marino oceánico

A lo largo de esta tesis, hemos profundizado en la estrategia de vida del petrel de Bulwer (a nivel demográfico, de su ecología del movimiento y ecología trófica), lo que ha puesto en relieve algunos atributos de la especie que permitirían considerarla como una especie centinela del medio marino oceánico. El resultado más evidente en este sentido es que el aumento de la TSM implica una menor supervivencia del petrel de Bulwer, posiblemente por un efecto transmitido a través de la red trófica. Por tanto, el seguimiento de su demografía a largo plazo permitirá conocer cómo se están viendo afectadas las redes tróficas oceánicas como consecuencia del aumento de la temperatura del mar como consecuencia del cambio climático (IPCC 2014). El efecto de la temperatura del mar se ha observado en la supervivencia del petrel de Bulwer sin retardo, lo cual incrementa su valor como especie centinela cuando se requiere un rápido monitoreo de las condiciones del medio (Hazen et al.

2019). Además, disponer de una especie centinela del cambio climático de distribución tropical o subtropical es de relevante importancia, ya que existen evidencias de que estas zonas son las que primero experimentarán climas sin precedentes históricos (Mora et al. 2013).

Otros aspectos de la demografía del petrel de Bulwer podrían ser utilizados para medir los cambios en el medio. Por ejemplo, un aumento en el número de animales sabáticos en ambos sexos podría reflejar una disminución en los recursos disponibles. Esto sería posible ya que, ante una falta de recursos, las especies de vida larga anteponen su supervivencia a la reproducción. Así mismo, si las rutas y zonas de invernada elegidas (que parecen ser consistentes a lo largo de los años) fuesen modificadas drásticamente, podrían manifestar condiciones ambientales desfavorables para la especie y, por tanto, podrían estar reflejando cambios en los procesos ecológicos o la estructura del ecosistema marino.

Si bien es cierto que el pequeño tamaño del petrel de Bulwer no permitiría monitorizar lo que ocurre en toda la estructura de la red trófica marina (desde el nivel más basal al más apical), la dificultad de seguir otras especies oceánicas de mayor tamaño y de niveles tróficos superiores, junto con la relativa facilidad de estudiar un gran número de individuos de petrel de Bulwer con diferentes técnicas de estudio, hacen de esta especie un buen organismo centinela para conocer el estado del medio marino oceánico.

## 5. Posibles líneas de investigación futuras

Después de profundizar en la estrategia de vida de una especie de vida larga y migratoria como el petrel de Bulwer, aún permanecen abiertas algunas cuestiones que sería interesante abordar en investigaciones futuras:

- Para conocer con más exactitud la distribución del petrel de Bulwer durante la época de invernada, sería interesante poder marcar aves marinas oceánicas con tecnología de seguimiento remoto más precisa, como GPS-GSM. Por el momento este tipo de aparatos no han sido probados en petrel de Bulwer, ya que para la fijación del aparato durante un largo periodo de tiempo es necesario la utilización de un arnés, los cuales están desaconsejados en Procellariiformes (Phillips et al. 2003). Conseguir equipar petreles de Bulwer con este tipo de aparatos de seguimiento podría confirmar si realmente es una especie tan oceánica como se asume. Según lo que se deduce de la discusión de esta tesis, es probable que los petreles de Bulwer durante la época de invernada estén aprovechando en algunas ocasiones los montes submarinos del Atlántico Sur (en la costa de Brasil), por lo que posiblemente estén pasando una parte de su ciclo vital en zonas menos profundas de lo que se pensaba. Ahondar en esta cuestión podría ayudarnos a entender también el comportamiento de otras especies marinas oceánicas de pequeño tamaño, como los paíños.
- Para poder determinar si las diferencias en supervivencia que encontramos entre los dos sexos son debidas a una segregación espacial por competencia intersexual, sería interesante disponer de más viajes de GPS de ambos sexos de petrel de Bulwer durante la época de cría e incluso equipar los individuos con sensores de proximidad.

- Ya que a la hora de estimar las amenazas de una especie es importante considerar tanto juveniles como inmaduros (Carneiro et al. 2020), sería interesante equipar pollos de petrel de Bulwer con geolocalizadores para conocer si los inmaduros se distribuyen en las mismas zonas que los adultos en edad reproductiva. Además, este equipamiento también ayudaría a profundizar en la demografía del petrel de Bulwer, pues permitiría conocer a que edad se produce el reclutamiento (la vuelta a la colonia donde nacieron) y si hay movimientos de dispersión hacia otras colonias (si bien es cierto que disponemos de datos de captura-marcaje-recaptura que apuntan a que los petreles empezarían a volver a la colonia de cría a partir del segundo año de vida y de algunos movimientos de dispersión entre colonias de cría en islas de Cabo Verde, pero son muy escasos).
- Para evaluar si hay efectos acumulados durante la invernada que afectan a la época de cría y la supervivencia, sería interesante disponer de una mayor cantidad de adultos de petrel de Bulwer seguidos con geolocalizadores en numerosos años consecutivos, de tal manera que se puedan relacionar sus zonas de invernada con su supervivencia y su éxito reproductivo.
- Con el fin de monitorizar del ambiente y las redes tróficas oceánicas de forma indirecta a largo plazo, sería conveniente prolongar el seguimiento del petrel de Bulwer y continuar con su estudio demográfico, tanto de la supervivencia como del estado reproductivo de los individuos, entendiendo que una disminución en el número de individuos reproductores sería reflejo de una falta de recursos.









---

## CONCLUSIONES

---



- **Sobre la estrategia de alimentación del petrel de Bulwer:**

1. El petrel de Bulwer de la población canaria se alimenta principalmente de especies mesopelágicas que realizan migraciones verticales diarias. Por tanto, el estado de esta población de petrel de Bulwer depende en gran medida de la salud de las poblaciones de estas presas.
2. El área alrededor de las Islas Canarias y de las Islas Azores son de gran importancia para la alimentación del petrel de Bulwer, por lo que garantizar la salud ambiental de dichas aguas resulta esencial para la conservación de la especie.
3. La variable que más afecta a la supervivencia del petrel de Bulwer es la temperatura de la superficie marina durante la época de cría, posiblemente porque esta variable influye en la abundancia y composición de las comunidades de peces mictófidios. Esto implicaría que bajo un escenario de cambio climático los petreles podrían ver disminuida su disponibilidad de alimento, poniendo en riesgo la viabilidad de sus poblaciones.

- **Sobre el potencial del análisis de isótopos estables como marcador geográfico para el estudio del movimiento de migrantes oceánicos:**

4. El análisis de isótopos estables ha demostrado ser una herramienta eficaz en el estudio de movimientos a gran escala de migrantes oceánicos y, por tanto, de sus estrategias migratorias.
5. Este método presenta la ventaja de que, las funciones discriminantes que se desarrollen a partir de los datos de los individuos muestreados, permitirán conocer la migración de otros individuos de la misma especie o de especies con biología similares, sin haberlos capturado con anterioridad, estén vivos o muertos.

- **Sobre la estrategia migratoria del petrel de Bulwer:**

6. El petrel de Bulwer es notablemente fiel a sus zonas de invernada, lo que sugiere que los cambios producidos en el medio marino en la última década no parecen haber afectado a su distribución invernal.
7. Para que la estrategia migratoria del petrel de Bulwer se haya mantenido en el tiempo, los individuos que migran al Atlántico Sur y que tienen un mayor coste energético que los que migran al Atlántico Central, deben verse favorecidos con una mayor disponibilidad de alimentos o supervivencia.
8. La menor influencia de los factores ambientales acaecidos durante la época de invernada sobre la supervivencia del petrel de Bulwer, sugiere que los individuos tendrían una mayor facilidad en adaptarse a los cambios en las condiciones ambientales durante dicho periodo que durante la época de cría.

- **Sobre las implicaciones de la reproducción en la ecología trófica y supervivencia del petrel de Bulwer:**

9. Las diferencias durante la época reproductiva a nivel espacial, de actividad y tróficas según el estado reproductivo de los individuos, sugieren que el coste de la reproducción difiere entre individuos en función de las tareas reproductivas que tengan.
10. El coste de la reproducción sobre la supervivencia en las hembras de petrel de Bulwer, y la menor proporción de años sabáticos en hembras con respecto a los machos, sugieren que las hembras podrían estar sufriendo un coste acumulado de su esfuerzo reproductivo. Los machos, en cambio, estarían compensando los costes de reproducción mediante la realización de años sabáticos. Esto podría implicar una proporción de sexos sesgada a favor de los machos, lo que disminuiría el tamaño efectivo de las poblaciones respecto al censal.

- **Como conclusiones finales:**

11. En esta tesis hemos podido evaluar cómo el petrel de Bulwer escoge su estrategia de alimentación y migración en función de la disponibilidad de recursos, lo que le ayudaría a adaptarse a los cambios en las condiciones ambientales que afectan a esta disponibilidad. Los recursos obtenidos son invertidos en reproducción y supervivencia, de tal manera que la inversión en la reproducción puede suponer un coste en supervivencia, aunque sólo lo hemos detectado en el caso de las hembras.
12. El empleo de diferentes metodologías, transversales a las disciplinas de la demografía, ecología del movimiento y ecología trófica, nos ha permitido profundizar en numerosos rasgos del ciclo vital de esta especie y los balances que se producen entre ellos. Estos enfoques aquí empleados y las conclusiones que de esta tesis se derivan son, seguramente, extensivos a otras especies con características vitales similares.

13. El petrel de Bulwer es una especie relativamente accesible que se alimenta exclusivamente de presas de ambientes oceánicos y, por ello, nos puede informar de los cambios que se producen en sus redes tróficas, lo que la convierte en una de las pocas especies centinelas de los cambios ambientales que se están produciendo en el medio marino oceánico.
14. Los cambios en la temperatura de la superficie del mar son especialmente relevantes. Hemos mostrado que el petrel de Bulwer es sensible a dichos cambios y su distribución pantropical la convierte, por tanto, en una especie particularmente valiosa para monitorizar el efecto del cambio climático sobre de las aguas oceánicas de las zonas tropicales y subtropicales.









---

## REFERENCIAS GENERALES

---



- Baguette M, Van Dyck H (2007) Landscape connectivity and animal behavior: functional grain as a key determinant for dispersal. *Landsc Ecol* 22:1117–1129.
- Bairlein F (2003) The study of bird migrations – some future perspectives. *Bird Study* 50:243–253.
- Barbraud C, Rolland V, Jenouvrier S, Nevoux M, Delord K, Weimerskirch H (2012) Effects of climate change and fisheries bycatch on Southern Ocean seabirds: a review. *Mar Ecol Prog Ser* 454:285–307.
- Barta Z, McNamara JM, Houston AI, Weber TP, Hedenström A, Feró O (2008) Optimal moult strategies in migratory birds. *Philos Trans R Soc B Biol Sci* 363:211–229.
- Bearhop S, Adams CE, Waldron S, Fuller RA, Macleod H (2004) Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis. *J Anim Ecol* 73:1007–1012.
- van Bemmelen R, Moe B, Hanssen SA, Schmidt N, Hansen J, Lang J, Sittler B, Bollache L, Tulp I, Klaassen RHG, Gilg O (2017) Flexibility in otherwise consistent non-breeding movements of a long-distance migratory seabird, the long-tailed skua. *Mar Ecol Prog Ser* AV:1–15.
- Benton TG, Bowler DE (2001) Linking dispersal to spatial dynamics. In: *Dispersal Ecology and Evolution*. Clobert Jean, Baguette Michel, Benton Tim G, Bullock JM (eds) Oxford University Press 2012, Oxford, p 251–266
- Birt VL, Birt TP, Goulet D, Cairns DK, Montevecchi WA (1987) Ashmole's halo: direct evidence for prey depletion by a seabird. *Mar Ecol Prog Ser* 40:205–208.
- Boland JM (1990) Leapfrog migration in North American shorebirds: intra- and interspecific examples. *Condor* 92:284.
- Bowmer T, Kershaw P (2010) Proceedings of the GESAMP International Workshop on plastic particles as a vector in transporting persistent, bio-accumulating and toxic substances in the oceans. GESAMP Rep. Stud. No. 82, 68pp.
- Braendle C, Heyland A, Flatt T (2001) Integrating mechanistic and evolutionary analysis of life history variation. In: *Mechanisms of Life History Evolution*. Flatt T, Heyland A (eds) Oxford University Press Inc., New York, United States, p 3–10

- Bridge ES, Thorup K, Bowlin MS, Chilson PB, Diehl RH, Fléron RW, Hartl P, Kays R, Kelly JF, Robinson WD, Wikelski M (2011) Technology on the move: recent and forthcoming innovations for tracking migratory birds. *Bioscience* 61:689–698.
- Brooke M (2004) Albatrosses and petrels across the world. Oxford University Press, Oxford.
- Bruderer B (1997) The Study of Bird Migration by Radar. *Naturwissenschaften* 84:45–54.
- Bruderer B, Salewski V (2009) Lower annual fecundity in long-distance migrants than in less migratory birds of temperate Europe. *J Ornithol* 150:281–286.
- Carneiro APB, Pearmain EJ, Oppel S, Clay TA, Phillips RA, Bonnet-Lebrun A, Wanless RM, Abraham E, Richard Y, Rice J, Handley J, Davies TE, Dilley BJ, Ryan PG, Small C, Arata J, Arnould JPY, Bell E, Bugoni L, Campioni L, Catry P, Cleeland J, Deppe L, Elliott G, Freeman A, González-Solís J, Granadeiro JP, Grémillet D, Landers TJ, Makhado A, Nel D, Nicholls DG, Rexer-Huber K, Robertson CJR, Sagar PM, Scofield P, Stahl J, Stanworth A, Stevens KL, Trathan PN, Thompson DR, Torres L, Walker K, Waugh SM, Weimerskirch H, Dias MP (2020) A framework for mapping the distribution of seabirds by integrating tracking, demography and phenology. *J Appl Ecol* 57:514–525.
- Chapman B, Hulthén K, Wellenreuther M, Hansson LA, Nilsson J-Å, Brönmark C (2014) Patterns of animal migration. In: *Animal Movement Across Scales*. Hansson L-A, Åkesson S (eds) Oxford University Press, Oxford, UK, p 11–35
- Cherel Y, Quillfeldt P, Delord K, Weimerskirch H (2016) Combination of at-sea activity, geolocation and feather stable isotopes documents where and when seabirds molt. *Front Ecol Evol* 4:3.
- Choquet R, Lebreton JD, Gimenez O, Reboulet AM, Pradel R (2009) U-CARE: Utilities for performing goodness of fit tests and manipulating CAPture-REcapture data. *Ecography (Cop)* 32:1071–1074.
- Congdon BC, Krockenberger AK, Smithers B V. (2005) Dual-foraging and co-ordinated provisioning in a tropical Procellariiform, the wedge-tailed shearwater. *Mar Ecol Prog Ser* 301:293–301.
- Coper WE, Blumstein DT (eds) (2015) Escaping from predators. An integrative view of escape decisions. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Coulson JC (2016) A review of philopatry in seabirds and comparisons with other waterbird species. *Waterbirds* 39:229–240.
- Cruz-Flores M, Ramos R, Sardá-Serra M, López-Souto S, Militão T, González-Solís J (2019) Migración y ecología espacial de la población española de petrel de Bulwer. Monografía n° 4 del programa Migra. SEO/BirdLife (ed) Madrid.
- Cubaynes S, Pradel R, Choquet R, Duchamp C, Gaillard J-M, Lebreton J-D, Marboutin E, Miquel C, Reboulet A-M, Poillot C, Taberlet P, Gimenez O (2010) Importance of accounting for detection heterogeneity when estimating abundance: the Case of French Wolves. *Conserv Biol* 24:621–626.
- Dias MP, Alho M, Granadeiro JP, Catry P (2015) Wanderer of the deepest seas: migratory behaviour and distribution of the highly pelagic Bulwer's petrel. *J Ornithol* 156:955–962.
- Dias MP, Romero J, Granadeiro JP, Catry T, Pollet IL, Catry P (2016) Distribution and at-sea activity of a nocturnal seabird, the Bulwer's petrel *Bulweria bulwerii*, during the incubation period. *Deep Sea Res Part I Oceanogr Res Pap* 113:49–56.

- Dingle H (2014) Methods for studying migration. In: *Migration. The biology of life on the move.*, Second edi. Oxford University Press, Oxford, UK
- Flood B, Fisher A (2011) Multimedia identification guide to North Atlantic seabirds: Storm-petrels & Bulwer's Petrel.
- De Forest L, Drazen J (2009) The influence of a Hawaiian seamount on mesopelagic micronekton. *Deep Sea Res Part I Oceanogr Res Pap* 56:232–250.
- Gallina S (2015) Manual de técnicas del estudio de la fauna. Instituto de ecología, A.C., Xalapa, Veracruz, México.
- Gauthreaux SAJ (1996) Bird migration: methodologies and major research trajectories. *Condor* 98:442–453.
- González LM, Heredia B, González JL, Alonso JC (1989) Juvenile dispersal of Spanish Imperial Eagles (Dispersión de los jóvenes de *Aquila adalberti*). *J F Ornithol* 60:369–379.
- Gray CM, Hamer KC (2001) Food- provisioning behaviour of male and females Manx shearwaters, *Puffinus puffinus*. *Anim Behav* 62:117–121.
- Gross MR (2005) The Evolution of Parental Care. *Q Rev Biol* 80:37–45.
- Hachenberg A, Cruz-Flores M, Militão T (2017) Bulwer's Petrel at Kressbachsee, Germany, in July 2015. *Dutch Bird* 39.
- Hansson L-A, Åkesson S (2014) An introduction to animal movement. In: *Animal Movement Across Scales*, First Edit. Hansson L-A, Åkesson S (eds) Oxford University Press, Oxford, UK, p 1–7
- Hansson LA, Akesson S (2014) Animal movement across scales. Oxford University Press, New York.
- Hazen EL, Abrahms B, Brodie S, Carroll G, Jacox MG, Savoca MS, Scales KL, Sydeman WJ, Bograd SJ (2019) Marine top predators as climate and ecosystem sentinels. *Front Ecol Environ*:1–10.
- Houtman AM (1992) Female zebra finches choose extra-pair copulations with genetically attractive males. *Proc R Soc London Ser B Biol Sci* 249:3–6.
- Igual JM, Forero MG, Oro D, Gomez T (2007) Can an introduced predator trigger an evolutionary trap in a colonial seabird? *Biol Conserv* 137:189–196.
- IPCC (2014) Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Geneva, Switzerland.
- IPCC (2019) IPCC, 2019: Summary for Policymakers. In: IPCC Special Report on the Ocean and Cryosphere in a Changing Climate.
- Jenouvrier S, Barbraud C, Weimerskirch H (2003) Effects of climate variability on the temporal population dynamics of southern fulmars. *J Anim Ecol* 72:576–587.
- Karnovsky NJ, Hobson KA, Iverson SJ (2012) From lavage to lipids: Estimating diets of seabirds. *Mar Ecol Prog Ser* 451:263–284.
- Kirkpatrick M (1996) Good genes and direct selection in the evolution of mating preferences. *Evolution* (N Y) 50:2125–2140.
- Krebs CJ (2014a) Community dynamics I: predation and competition in equilibrial communities. In: *Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance*, Sixth Edit. Pearson Education Limited, p 415–438
- Krebs CJ (1989) Ecological methodology.
- Krebs CJ (2014b) Population parameters and demographic techniques. In: *Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance*, Sixth Edit. Pearson Education Limited, p 121–149

- Layman C a., Araújo MS, Boucek R, Hammerschlag-Peyer CM, Harrison E, Jud ZR, Matich P, Rosenblatt AE, Vaudo JJ, Yeager L a., Post DM, Bearhop S (2012) Applying stable isotopes to examine food-web structure: An overview of analytical tools. *Biol Rev* 87:545–562.
- Lescroël A, Mathevet R, Péron C, Authier M, Provost P, Takahashi A, Grémillet D (2016) Seeing the ocean through the eyes of seabirds: A new path for marine conservation? *Mar Policy* 68:212–220.
- Lindström A, Visser GH, Daan S, Lindström Å (1993) The energetic cost of feather synthesis is proportional to basal metabolic rate. *Physiol Zool* 66:490–510.
- López-López P (2016) Individual-based tracking systems in ornithology: welcome to the era of Big Data. *Ardeola* 63:103–136.
- Magalhães M, Santos R, Hamer K (2008) Dual-foraging of Cory's shearwaters in the Azores: feeding locations, behaviour at sea and implications for food provisioning of chicks. *Mar Ecol Prog Ser* 359:283–293.
- Magozzi S, Yool A, Vander Zanden HB, Wunder MB, Trueman CN (2017) Using ocean models to predict spatial and temporal variation in marine carbon isotopes. *Ecosphere* 8:e01763.
- McMahon KW, Hamady LL, Thorrold SR (2013) A review of ecogeochemistry approaches to estimating movements of marine animals. *Limnol Oceanogr* 58:697–714.
- Méndez V, Alves JA, Pórisson B, Marca A, Gunnarsson TG, Gill JA (2020) Individual variation in migratory behavior in a subarctic partial migrant shorebird. *Behav Ecol*.
- Merkel B, Phillips RA, Descamps S, Yoccoz NG, Moe B, Strøm H (2016) A probabilistic algorithm to process geolocation data. *Mov Ecol* 4:26.
- Milligan RJ, Sutton TT (2020) Dispersion overrides environmental variability as a primary driver of the horizontal assemblage structure of the mesopelagic fish family Myctophidae in the Northern Gulf of Mexico. *Front Mar Sci* 7.
- Monti F, Grémillet D, Sforzi A, Dominici JM, Triay Bagur R, Muñoz Navarro A, Fusani L, H. G. Klaassen R, Alerstam T, Duriez O (2018) Migration distance affects stopover use but not travel speed: contrasting patterns between long- and short-distance migrating ospreys. *J Avian Biol* 49.
- Mora C, Frazier AG, Longman RJ, Dacks RS, Walton MM, Tong EJ, Sanchez JJ, Kaiser LR, Stender YO, Anderson JM, Ambrosino CM, Fernandez-Silva I, Giuseffi LM, Giambelluca TW (2013) The projected timing of climate departure from recent variability. *Nature* 502:183–187.
- Morato T, Varkey DA, Damaso C, Machete M, Santos M, Prieto R, Santos RS, Pitcher TJ (2008) Evidence of a seamount effect on aggregating visitors. *Mar Ecol Prog Ser* 357:23–32.
- Morris SR, Holmes DW, Richmond ME (1996) A ten-year study of the stopover patterns of migratory passerines during fall migration on Appledore Island, Maine. *Condor* 98:395–409.
- Neves VC, Nolf D, Clarke MR (2011) Diet of Bulwer's petrel (*Bulweria bulwerii*) in the Azores, NE Atlantic. *Waterbirds* 34:357–362.
- Newsome SD, Martínez del Río C, Bearhop S, Phillips DL (2007) A niche for isotopic ecology. *Front Ecol Environ* 5:429–436.
- Ojowski U, Eidtmann C, Furness RW, Garthe S (2001) Diet and nest attendance of incubating and chick-rearing northern fulmars (*Fulmarus glacialis*) in Shetland. *Mar Biol* 139:1193–1200.



- Olivar MP, González-Gordillo JI, Salat J, Chust G, Cózar A, Hernández-León S, Fernández de Puelles ML, Irigoien X (2016) The contribution of migratory mesopelagic fishes to neuston fish assemblages across the Atlantic, Indian and Pacific Oceans. *Mar Freshw Res* 67:1114–1127.
- van Oordt GJ, Kruijt JP (1953) On the pelagic distribution of some procellariiformes in the Atlantic and Southern Oceans. *Ibis (Lond 1859)* 95:615–637.
- Oppel S, Beard A, Fox D, Mackley E, Leat E, Henry L, Clingham E, Fowler N, Sim J, Sommerfeld J, Weber N, Weber S, Bolton M (2015) Foraging distribution of a tropical seabird supports Ashmole's hypothesis of population regulation. *Behav Ecol Sociobiol.*
- Orians GH, Pearson NE (1979) On the theory of central place foraging. In: *Analysis of ecological systems*. Horn DJ, Mitchell RD, Stairs GR (eds) Ohio State University Press, Columbus, p 155–177
- Ossa G, Kramer-Schadt S, Peel AJ, Scharf AK, Voigt CC (2012) The movement ecology of the Straw-colored Fruit Bat, *Eidolon helvum*, in Sub-Saharan Africa Assessed by Stable Isotope Ratios. *PLoS One* 7:e45729.
- Peck DR, Congdon BC (2006) Sex-specific chick provisioning and diving behaviour in the wedge-tailed shearwater *Puffinus pacificus*. *J Avian Biol* 37:245–251.
- Phillips RA, Silk JRD, Croxall JP, Afanasyev V, Briggs DR (2004) Accuracy of geolocation estimates for flying seabirds. *Mar Ecol Prog Ser* 266:265–272.
- Phillips RA, Xavier JC, Croxall JP (2003) Effects of satellite transmitters on albatrosses and petrels. *Auk* 120:1082–1090.
- Pollet IL, Hedd A, Taylor PD, Montevecchi WA, Shutler D (2014) Migratory movements and wintering areas of Leach's storm-petrels tracked using geolocators. *J F Ornithol* 85:321–328.
- Pollock KH (2000) Capture-Recapture Models. *J Am Stat Assoc* 95:293–296.
- Polovina JJ (2009) Ocean gyre ecosystems. In: *Encyclopedia of Ocean Sciences*, Second Edi. Thorpe SA, Turekian KK (eds) Elsevier Ltd.
- Pradel R (2005) Multievent: An extension of multistate capture-recapture models to uncertain states. *Biometrics* 61:442–447.
- Pradel R, Sanz-Aguilar A (2012) Modeling trap-awareness and related phenomena in capture-recapture studies. *PLoS One* 7.
- Pradel R, Wintrebert CM a, Gimenez O (2003) A proposal for a goodness-of-fit test to the Arnason-Schwarz multisite capture-recapture model. *Biometrics* 59:43–53.
- Pyke GH (2019) Foraging: A fundamental activity for all life. In: *Encyclopedia of animal behavior*, Second. Choe JC (ed) Elsevier Ltd., p 75–79
- Pyle P, Nur N, Sydeman WJ, Emslie SD (1997) Cost of reproduction and the evolution of deferred breeding in the western gull. *Behav Ecol* 8:140–147.
- Quillfeldt P, McGill R, Furness R (2005) Diet and foraging areas of Southern Ocean seabirds and their prey inferred from stable isotopes: review and case study of Wilson storm-petrel. *Mar Ecol Prog Ser* 295:295–304.
- Rakhimberdiev E, Winkler DW, Bridge E, Seavy NE, Sheldon D, Piersma T, Saveliev A (2015) A hidden Markov model for reconstructing animal paths from solar geolocation loggers using templates for light intensity. *Mov Ecol* 3:25.

- Ramos R, Granadeiro JP, Nevoux M, Mougin J-L, Dias MP, Catry P (2012) Combined spatio-temporal impacts of climate and longline fisheries on the survival of a trans-equatorial marine migrant. *PLoS One* 7:1–12.
- Ramos R, Llabrés V, Monclús L, López-Béjar M, González-Solís J (2018) Costs of breeding are rapidly buffered and do not affect migratory behavior in a long-lived bird species. *Ecology* 99:2010–2024.
- Ramos R, Sanz V, Militão T, Bried J, Neves VC, Biscoito M, Phillips RA, Zino F, González-Solís J (2015) Leapfrog migration and habitat preferences of a small oceanic seabird, Bulwer's petrel (*Bulweria bulwerii*). *J Biogeogr* 42:1651–1664.
- Roff DA (2002) Life History Evolution. Associates S (ed) Sunderland.
- Sandvik H, Erikstad KE, Barrett RT, Yoccoz NG (2005) The effect of climate on adult survival in five species of North Atlantic seabirds. *J Anim Ecol* 74:817–831.
- Schreiber EA, Burger J (2002) Seabirds in the marine environment. In: *Biology of marine birds*. Schreiber EA, Burger J (eds) CRC Press, p 1–15
- Stearns SC (1992) The evolution of life histories. Press NY: OU (ed).
- Székely T, Liker A, Freckleton RP, Fichtel C, Kappeler PM (2014) Sex-biased survival predicts adult sex ratio variation in wild birds. *Proc R Soc B Biol Sci* 281:20140342.
- Tavecchia G, Pradel R, Boy V, Johnson AR, Cezilly F, Jan N (2001) Sex- and age-related variation in survival and cost of first reproduction in Greater Flamingos. *Ecology* 82:165–174.
- Tremblay Y, Robinson PW, Costa DP (2009) A parsimonious approach to modeling animal movement data. *PLoS One* 4:e4711.
- Waap S, Symondson WOC, Granadeiro JP, Alonso H, Serra-Gonçalves C, Dias MP, Catry P (2017) The diet of a nocturnal pelagic predator, the Bulwer's petrel, across the lunar cycle. *Sci Rep* 7:1384.
- Weimerskirch H (2002) Seabird demography and its relationship with the marine environment. In: *Biology of marine birds*. Schreiber EA, Burger J (eds) CRC Press, p 115–136
- West JB, Bowen GJ, Dawson TE, Tu KP (2010) Isoscapes: understanding movement, pattern, and process on Earth through isotope mapping. Springer, New York.
- Williams TD (2005) Mechanisms underlying the costs of egg production. *Bioscience* 55:39.48.
- Wilson LJ, Daunt F, Wanless S (2004) Self-feeding and chick provisioning diet differ in the Common Guillemot *Uria aalge*. *Ardea* 92:197–208.
- WWF (2018) Living Planet Report - 2018: Aiming Higher.
- Yamamoto T, Takahashi A, Sato K, Oka N, Yamamoto M, Trathan PN (2014) Individual consistency in migratory behaviour of a pelagic seabird. *Behaviour* 151:683–701.
- Zacharias MA, Roff JC (2001) Use of focal species in marine conservation and management: a review and critique. *Aquat Conserv Mar Freshw Ecosyst* 11:59–76.
- Zonfrillo B (1986) Diet of Bulwer's petrel *Bulweria bulwerii* in the Madeiran Archipelago. *Ibis (Lond 1859)* 128:570–572.









## ANEXO 1. PUBLICACIONES





## INFORME DIRECTORES

La tesis doctoral de Marta Cruz Flores titulada “*Estrategia de vida de una especie longeva y migratoria*” incluye dos capítulos que han sido previamente publicados.

El Capítulo 1, titulado “Migración y ecología espacial de la población española de petrel de Bulwer” constituye la monografía n.º 4 del programa Migra de SEO/BirdLife. Fue realizada principalmente por Marta Cruz Flores, tanto en la redacción del texto como en la creación de figuras. Recibió ayuda en la redacción de algunas pequeñas partes del texto, así como la revisión de estos por parte del resto de autores de la monografía. La mayoría de los mapas y figuras fueron realizados por Marta Cruz Flores, con la ayuda de los directores de tesis para su concepción. La portada y contraportada con los créditos de esta monografía se incluyen en el Anexo de la tesis.

El Capítulo 2, titulado “Using marine isoscapes to infer movements of oceanic migrants: The case of Bulwer’s petrel, *Bulweria bulwerii*, in the Atlantic Ocean” fue publicado en la revista PLOS ONE (14(3): e0213565, en junio de 2018. Marta Cruz realizó el análisis de datos y lideró la escritura del artículo, que fue revisado por el resto de coautores. El artículo publicado en PlosOne se incluye en el Anexo de la tesis.

Barcelona, 4 de mayo de 2020

Director:

Director y tutor:

Dr. Raül Ramos García

Dr. Jacob González-Solís Bou



migra

04

# MIGRACIÓN Y ECOLOGÍA ESPACIAL DE LA POBLACIÓN ESPAÑOLA DE PETREL DE BULWER



Fundación  
**IBERDROLA**  
**ESPAÑA**



**SEO**  
BirdLife

## **Autores**

Marta Cruz Flores. *Universitat de Barcelona* // Raül Ramos. *Universitat de Barcelona* // Mariona Sardà-Serra. *Universitat de Barcelona* // Sofía López Souto. *Universitat de Barcelona* // Teresa Militão. *Universitat de Barcelona* // Jacob González-Solís. *Universitat de Barcelona*

## **Coordinación editorial**

Ana Bermejo, Javier de la Puente y Marta Cruz Flores

## **Textos**

© Marta Cruz, Raül Ramos, Jacob González-Solís, Mariona Sardà, Sofía López y Teresa Militão

## **Mapas**

© Marta Cruz, Teresa Militão (figura 15) y Raül Ramos (figura 19)

## **Figuras**

© Marta Cruz y Raül Ramos

## **Animaciones**

© Marta Cruz

## **Fotografía de portada**

Petrel de Bulwer en vuelo. *Bulwer's petrel flying* © Juan Bécares

## **Fotografías de interior**

© Carlos Soria, Daniel Bragg, Jacob González-Solís, Javier Gómez, Juan Bécares, Mariona Sardà, Marta Cruz, Nicole Azagury y Raül Ramos

## **Dibujo**

© Martí Franch

## **Diseño y maquetación**

Noemí Alonso (Moebo)

## **Cita recomendada / Suggested citation**

Cruz-Flores, M.; Ramos, R.; Sardà-Serra, M.; López-Souto, S.; Militão, T. y González-Solís, J. 2019. *Migración y ecología espacial de la población española de petrel de Bulwer*. Monografía n.º 4 del programa Migra. SEO/BirdLife. Madrid. <https://doi.org/10.31170/0070>

## **© De la edición**

SEO/BirdLife  
C/ Melquiades Biencinto 34. E-28053 Madrid. España  
Tel. +34 914 340 910 – Fax +34 914 340 911  
[seo@seo.org](mailto:seo@seo.org) - [www.seo.org](http://www.seo.org)

Este documento constituye la cuarta monografía del programa Migra de SEO/BirdLife ([www.migraciondeaves.org](http://www.migraciondeaves.org))

I.S.B.N.: 978-84-949854-8-5

DOI: 10.31170/0070

Reservados todos los derechos.

El texto puede ser utilizado libremente para trabajos y campañas de conservación, así como en el ámbito de la educación y de la investigación, siempre y cuando se indique la fuente de forma completa. El titular del copyright requiere que todo uso de su obra le sea comunicado con el objeto de evaluar su impacto. Para la reproducción del texto en otras circunstancias, o para uso en otras publicaciones, en traducciones o adaptaciones, debe solicitarse permiso. Correo electrónico: [migracion@seo.org](mailto:migracion@seo.org).

Para más información sobre los temas tratados en este documento: [migracion@seo.org](mailto:migracion@seo.org)

*All rights reserved.*

*The text can be used for the development of conservation campaigns, as well as in the field of education and research, as long as the source is fully indicated. The owner of the copyright requires knowing all the uses of this publication, in order to assess its impact. For the reproduction of the text in other circumstances, or for use in other publications, in translations or adaptations, permission must be requested. E-mail: [migracion@seo.org](mailto:migracion@seo.org).*

*For more information: [migracion@seo.org](mailto:migracion@seo.org)*

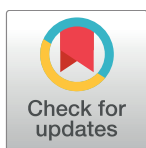
## RESEARCH ARTICLE

# Using marine isoscapes to infer movements of oceanic migrants: The case of Bulwer's petrel, *Bulweria bulwerii*, in the Atlantic Ocean

Marta Cruz-Flores\*, Teresa Militão, Raül Ramos, Jacob González-Solís

Institut de Recerca de la Biodiversitat (IRBio) and Departament de Biologia Evolutiva, Ecologia i Ciències Ambientals, Universitat de Barcelona, Barcelona, Spain

\* [martacruzflores@ub.edu](mailto:martacruzflores@ub.edu)



## Abstract

Studying the movements of oceanic migrants has been elusive until the advent of several tracking devices, such as the light-level geolocators. Stable isotope analysis (SIA) offers a complementary approach to infer areas used year-round, but its suitability in oceanic environments remains almost unexplored. To evaluate SIA as a tool for inferring movements of oceanic migrants, we sampled an oceanic seabird, the Bulwer's petrel, *Bulweria bulwerii*, in four breeding colonies spread along its Atlantic distribution. We first studied the species moulting pattern from 29 corpses collected in the colonies. Secondly, based on this moulting knowledge, we selected three feathers from tracked birds to infer their breeding and non-breeding grounds using SIA: the 1<sup>st</sup> primary (P1), the 8<sup>th</sup> secondary (S8) and the 6<sup>th</sup> rectrix (R6) feathers. Birds migrated to two main non-breeding areas, the Central or the South Atlantic Ocean. P1 showed similar isotopic values among petrels from different breeding colonies, suggesting this feather is replaced early in the non-breeding period in a common area used by most birds, the Central Atlantic. S8 and R6 feathers correctly assigned 92% and 81%, respectively, of the birds to their non-breeding areas, suggesting they were replaced late in season, when birds were settled in their main non-breeding grounds. Our results showed that the isotopic baseline levels of the Central and South Atlantic are propagated through the food web until reaching top predators, suggesting these ratios can be used to infer the movement of long-distance migrants among oceanic water masses.

## OPEN ACCESS

**Citation:** Cruz-Flores M, Militão T, Ramos R, González-Solís J (2018) Using marine isoscapes to infer movements of oceanic migrants: The case of Bulwer's petrel, *Bulweria bulwerii*, in the Atlantic Ocean. PLoS ONE 13(6): e0198667. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0198667>

**Editor:** André Chiaradia, Phillip Island Nature Parks, AUSTRALIA

**Received:** February 8, 2018

**Accepted:** May 23, 2018

**Published:** June 12, 2018

**Copyright:** © 2018 Cruz-Flores et al. This is an open access article distributed under the terms of the [Creative Commons Attribution License](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/), which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited.

**Data Availability Statement:** The geolocation data is already available at the Seabird Tracking Database (<http://www.seabirdtracking.org/>). We have added the isotopic data as Supplementary material ([S1 File](#)).

**Funding:** This project was funded by the Ministerio de Ciencia e Innovación (CGL2009-11278/BOS), Ministerio de Economía y Competitividad (CGL2013-42585-P, CGL2016-78530-R), Fondos FEDER and SEO/BirdLife (project LIFE +INDEMARES: LIFE07NAT/E/000732) to J.G. M.C.

## Introduction

Marine megafauna provide insights into the physical and biological processes occurring in the ocean and are generally considered good indicators of the health and structure of marine ecosystems as well as particularly sensitive to human impacts [1–3]. As such, megafauna, in particular seabirds, are often used to help identifying major hotspots relevant for marine biodiversity and for setting conservation priorities at sea, and therefore there is an increasing need to know their year-round movements. This has boosted a plethora of tracking studies, although most of them have been carried out on terrestrial species or on large pelagic species



was supported by a PhD grant from the University of Barcelona (D/134000500/P2017G/G00) and R. R. was supported by postdoctoral contract of Juan de la Cierva programs from the Spanish Ministry of Economy, Industry and Competitiveness (JCI-2012-11848). The funders had no role in study design, data collection and analysis, decision to publish, or preparation of the manuscript.

**Competing interests:** The authors have declared that no competing interests exist.

mainly feeding on neritic areas. In consequence, our knowledge on the use of oligotrophic oceanic areas by oceanic migrants remains relatively scarce.

The proliferation of tracking devices, their increasing autonomy and its continuous miniaturization have enormously increased the number of species that can be tracked [4,5]. However, all devices have some limitations. Some of them need to be recovered, which usually limit their use to study breeders, thus neglecting the movement of non-breeding animals which in long-lived species may conform a large proportion of the population making a different use of the space. Some devices are still relatively expensive, limiting the sample size and the strength of the ecological inferences. In addition, some devices or the way these devices need to be attached, can show detrimental effects [6]. Finally, some species or individuals (e.g. dead animals) may not be possible to track. In this regard, intrinsic biogeochemical markers, such as stable isotopes analysis (SIA), may offer a useful alternative or a complementary approach to infer the areas used year-round by oceanic migrants. Stable isotope values may show geographic gradients at baseline levels [7–9], that are integrated through the food web into their tissues, which ultimately reflect the isotopic values of the area where these tissues were grown [10,11]. Geographical isotopic gradients (i.e. isoscapes) are described in some terrestrial territories (e.g., [12]); nevertheless, they are also now being revealed from the marine environment [8,13]. SIA can overcome some limitations of tracking devices, since tissues can be sampled with minimal disturbance to study any animal of a population (immatures, breeders, non-breeders, sabbaticals, dead or alive individuals) with a single capture, and allows reaching large sample sizes necessary to achieve strong ecological inferences [14]. Feathers of tracked seabirds can be particularly valuable in revealing marine isoscapes and validating the use of stable isotopes as geographic marker of their oceanic movements [15,16], which can later be used to trace the movements of any marine long distance migrant. However, it is crucial to know about its moult chronology and perform SIA in feathers of several birds of known distribution, such as those tracked with GLS (Global Location Sensing) loggers.

In this study, we aim to evaluate the potential of  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  as geographic intrinsic markers for the study of movements of oceanic migrants. To do so, we used a small oceanic Procellariiform breeding along the Macaronesia, the Bulwer's petrel, *Bulweria bulwerii* (Jardine & Selby, 1828). We hypothesize that major geographic differences in baseline isotopic levels propagate through the food web until reaching top predators, allowing using these differences to study large-scale movements of oceanic migrants. To test this hypothesis, we first assessed the moult chronology of the species using SIA on feathers from bird corpses collected at sampling site. Second, we explored the potential of these isotopes as geographic markers to infer the breeding and non-breeding areas of each bird by determining  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  values in feathers of birds tracked with geolocators. Finally, we evaluated whether the isotopic differences known to occur lower in the food web (plankton) between the Central and South Atlantic Ocean [9], are consistent with the values found in Bulwer's petrel feathers.

## Materials and methods

### Study species and sampling strategy

The Bulwer's petrel is a small pelagic procellariiform (75–130g), with a disjointed pan-oceanic distribution in tropical and subtropical waters of the Pacific, Indian and Atlantic Oceans [17,18]. In the latter, it breeds in islets and islands of the Macaronesian archipelagos of Azores, Madeira, Salvages, Canaries and Cape Verde [18]. Adults arrive at the colony from April to May (except in Cima, Cape Verde: late December-January), and leave it from August to October [17,19]. They carry out a partial leapfrog migration, with some individuals from the

**Table 1. Information about the study colonies of Bulwer's petrel in the Atlantic Ocean.**

Islet	Archipelago	Latitude	Longitude	Estimated population size	Breeding season	References
Vila	Azores	36.94	-25.17	50 pairs	April-October	[17,19]
M. Clara	Canary Islands	29.29	-13.53	100–130 pairs	April-September	[19,20]
Raso	Cape Verde	16.61	-24.58	Tens of pairs	April-October	[17,19]
Cima	Cape Verde	14.97	-24.64	Tens of pairs	January-August	[17,19]

Geographic position, estimated population size and breeding phenology of Bulwer's petrel colonies in the Atlantic Ocean included in this study.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0198667.t001>

northern colonies, such as Azores and Canary Islands, migrating further south than individuals from the southern colonies of Cape Verde [19].

We carried out the study on four islets of the Macaronesia: Vila (in Azores Archipelago), Montaña Clara (hereafter M. Clara for brevity, in Canary Islands), Raso, and Cima (both in Cape Verde Archipelago) (Table 1). At each colony, we collected Bulwer's petrel corpses and sampled a sequence of feathers from them. We also deployed GLS in breeding birds on the four islets, and sampled three specific feathers at the time of GLS recovering.

### Bird tracking data (GLS)

From 2008 to 2014, we fitted breeding adults with a small combined GLS-immersion logger leg-mounted with a PVC ring (S1 Table). Over the study period, the models we used were Mk13, Mk14, Mk18 and Mk4083 from BAS (British Antarctic Survey, Cambridge, UK), weighing 1.4–2.0 g (1.9–2.7% of a seventy-five-gram Bulwer's petrel). Overall, we recovered 86 GLS loggers from 65 individuals in the four colonies: 7 GLS loggers from Vila in 2008, 45 from M. Clara (14 from 2011, 13 from 2012, 14 from 2013 and 4 from 2014), 15 from Raso (7 from 2008, 4 from 2009 and 4 from 2010) and 19 from Cima (5 from 2011 and 14 from 2012; S1 Table).

GLS loggers provide two positions per day based on light levels (at local midday and at local midnight), with a mean accuracy of  $186 \pm 114$  km ( $2^\circ$  of latitude and longitude [21]). We calculated positions using BASTrack software (BAS). We set a light threshold of 20 and we inspected the integrity of the light curve day-by-day to estimate, when necessary, dawn and dusk times. We excluded 1) transitions where the minimum dark period was less than 4 hours, 2) transitions belonging to the 20 closest days to the equinoxes, when latitude estimation is unreliable, 3) and incubation periods, based on light data recorded by the logger. We applied an iterative forward/backward averaging velocity filter to remove unreliable locations [22], which were those above the 95<sup>th</sup> percentile of the maximum travel speed of the tracked birds [23].

We defined the non-breeding period as the interval between the date of departure and the date of arrival to the breeding grounds, both determined visually using BASTrack software. We set the departure date as the first day the bird locations were outside the cluster of positions frequented during the breeding period, followed by directed movement away from this area. We determined the arrival date as the first date the bird entered that cluster of positions, preceded by directed movement towards that area. When the date of arrival was impossible to determine visually, we used activity data. Each GLS logger registered saltwater immersion every 3 s and stored the number of immersions in each 10 min period as a value from 0 (continuously dry) to 200 (continuously wet). Thereby, if the bird was in dry mode during all night we inferred it was at the colony, inside the burrow.



## Feathers sampling and stable isotopes analyses (SIA)

To choose the feathers that were moulted within the periods of interest for SIA, it is crucial to know the moulting pattern. Unfortunately, moulting pattern of Bulwer's petrel is hardly known. The renewal of remiges and rectrices of adult Bulwer's petrels from most population probably occurs when birds are away from the breeding grounds, from October to April [24,25]. Nevertheless, the moult chronology may differ slightly among populations that have different breeding phenology (Cape Verde vs. more northerly populations [18]). To better understand the moult chronology of the Bulwer's petrel, we analysed  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  values on a sequence of feathers from 29 corpses collected at each colony (8 from Vila, 8 from M. Clara, 9 from Raso and 4 from Cima), from 2003 to 2011. From corpses, we sampled five primary [the 1<sup>st</sup> and innermost (P1), 3<sup>rd</sup> (P3), 5<sup>th</sup> (P5), 7<sup>th</sup> (P7) and 10<sup>th</sup> (P10)], and three secondary [the 1<sup>st</sup> and outermost (S1), 8<sup>th</sup> (S8) and 12<sup>th</sup> (S12)] feathers, whenever possible. To relate feathers isotopic values with breeding and non-breeding areas of each bird, from tracked birds, we sampled one P1, one S8 (from different wings), and one R6 at the time of GLS logger recovery.

We washed feathers in a 0.25 M sodium hydroxide solution, rinsed twice in distilled water to remove any surface contaminant, dried for 24 hours in an oven at 40°C to constant mass, and cut in small pieces to get a homogeneous sample. We placed sub-samples of 0.300 to 0.320 mg (weighed to the nearest 1 µg in a Mettler Toledo MX5) in tin capsules and crimped for combustion for  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  determination. Isotopic analyses were carried out at the Serveis Científic-Tècnics of the Universitat de Barcelona (Spain) using of a Thermo-Finnigan Flash 1112 (CE Elantech, Lakewood, NJ, USA) elemental analyser coupled to a Delta-C isotope-ratio mass spectrometer via a CONFLOIII interface (Thermo Finnigan MAT, Bremen, Germany). Standards from the International Atomic Energy Agency (IAEA) were used (IAEA N<sub>1</sub>, IAEA N<sub>2</sub>, IAEA NO<sub>3</sub>, IAEA 600, USGS 34 and USGS 40 for N; and IAEA CH<sub>6</sub>, IAEA CH<sub>7</sub>, IAEA 600 and USGS40 for C; S2 Table) and two standard material samples were inserted every 12–16 feather samples to calibrate the system. Stable isotope ratios were expressed in the standard  $\delta$ -notation relative to Vienna Pee Dee Belemnite ( $\delta^{13}\text{C}$ ) and atmospheric N<sub>2</sub> ( $\delta^{15}\text{N}$ ), according to the following equation:  $\delta X = [(R_{\text{sample}}/R_{\text{standard}}) - 1]$ , where X (‰) is  $^{15}\text{N}$  or  $^{13}\text{C}$  and R are the corresponding ratio  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$  or  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  related to standard values. Replicate assays of standards material samples indicated standard deviation of maximum  $\pm 0.3$  and  $\pm 0.2$  ‰ for  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  respectively (S2 Table).

## Spatial and statistical analyses

We first assessed the non-breeding area of the last non-breeding period recorded by each GLS logger (in case the GLS logger was deployed more than one year) by performing a 5% kernel density estimates (KDE) constructed with default smoothing parameter  $h$ , using the package 'adehabitatHR' [26] from the R software [27] and then calculating the centroid of those kernels. To perform a partitioning clustering with the non-breeding areas, we applied the partition around medoids (pam) algorithm to an orthometric distance matrix created among all the centroids for the non-breeding areas, and we determined a priori the number of clusters as the number that maximized the overall average silhouette width criterion, as a measure of similarity between an object with its own cluster compared with others [28,29]. To do this, we used the 'pamk' function of the R package 'fpc' [30].

To compare the  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  values among breeding and non-breeding areas for each feather (P1, S8 and R6), we performed different tests: one-way ANOVAs and Tukey's honestly significant difference tests (as post-hoc comparisons) for parametric data, and Kruskal-Wallis tests for non-parametric data.

To check the potential of isotopic values of feathers sampled from the tracked birds to infer their breeding and non-breeding areas, we performed a linear discriminant function analyses (LDA) for each feather (P1, S8 and R6) using 'linDA' function from the R package 'Discriminer' [31]. To test the discriminant efficiency of stable isotopes, we split our dataset in two: the training and the testing datasets including 70% and 30% of the analysed feathers, respectively. To avoid pseudo-replication in the training dataset used to construct the LDA, we randomly selected one feather per bird in the case of animals tracked several years. To test the LDA obtained with the training dataset, we used the rest of the feathers not used in the training dataset, including some feathers from repeated individuals. If the number of feathers in the testing dataset was <30% of the total per colony or per non-breeding area, we randomly selected some feathers from the training data until reaching the 30%. We included breeding and non-breeding areas with the same weight using uninformative priors.

To evaluate the discriminant functions, we explored biplots to compare  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  values among feathers of tracked birds: P1 (differentiated by colony) versus S8 and R6 (both feathers differentiated by non-breeding areas). In addition, we explored biplots for  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  for each feather separately (P1, S8 and R6) differentiated by colony of origin and non-breeding areas, and we carried out Standard Bayesian Ellipses using the R package Stable Isotope Bayesian Ellipses in R ('SIBER') [32].

Finally, to visualize geographical isotopic gradients of the feathers inferred to be moulted during the non-breeding period based on the results of the Discrimination Function Analyses, i.e. S8 and R6, we created surface interpolation models for  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  values, using ArcGIS 10.2.2. [33]. We associated the values of the feathers with the position of every centroid for the non-breeding period and we used the Kriging option in Spatial Analyst Tools with Ordinary methods and Spherical semivariogram model. Around every centroid, we limited the interpolation with a mask of 4 degrees using Multiple Ring Buffer option in Analysis Tools. To visualize the results, we used a Mollweide projection background map.

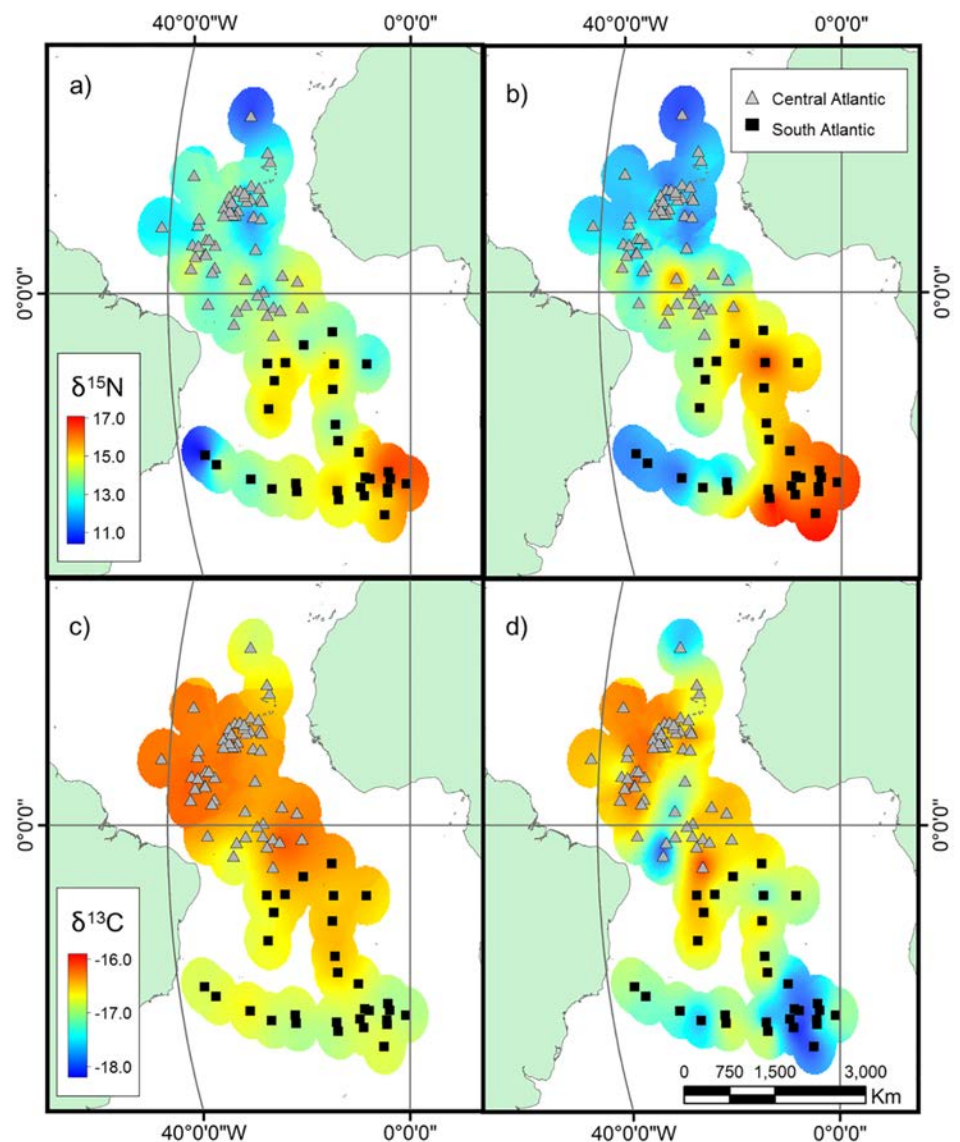
### Ethic statement

All procedures involving animal manipulation were in agreement with the European legislation on the subject. The deployment or recovery of geolocators, and the sampling of feathers, did not take more than 10 minutes by bird, and it did not have visible deleterious effects on study animals. All work in Canary Islands was approved by Consejería de Medio Ambiente del Cabildo de Gran Canaria (research permits 87/2007, 2011/0795), in Azores by the Regional Directorate of the Environment from the Azores (SRAM), and in Cape Verde by Direção-Geral do Ambiente (research permits 01/2009, 02/2010, 01/2011, 01/2012), which began to emit research permits in 2009.

### Results

Isotopic values of  $\delta^{15}\text{N}$  of feathers from 29 corpses revealed that variability in P1, P3 and P5 feathers was relatively low for the four colonies, particularly when compared with that in P7, P10, S1, S8 or S12. The same low variability in P1 between colonies was also detected in tracked birds regardless of the non-breeding areas, while the variability increased for the S8 and the R6 and showed differences between non-breeding areas (S1 Fig). Isotopic values of  $\delta^{13}\text{C}$  for corpses showed a different pattern, with a higher variability for the birds of Cima regardless of the feather (S1 Fig).

The number of clusters that maximized the overall average silhouette width criterion obtained for the centroids of non-breeding areas of the tracked birds was two, corresponding to the Central and South Atlantic, represented in Fig 1.



**Fig 1. Non-breeding areas and Atlantic surface interpolation models for  $\delta^{15}\text{N}$  values of (a) S8 and (b) R6 feathers and  $\delta^{13}\text{C}$  values of (c) S8 and (d) R6 feathers.** Centroids of the 5% kernel density of the non-breeding distribution of Bulwer's petrels tracked with GLS loggers (86 trips), and their respective non-breeding areas: the Central Atlantic (grey triangles) and South Atlantic (black squares). Atlantic surface interpolation models for  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  values of S8 and R6 feathers of Bulwer's petrels tracked with GLS loggers, and formed with a buffer of 4 degrees around every centroid and using Mollweide projection background map.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0198667.g001>

Regarding the differences in  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  values of P1 feathers among colonies for tracked birds, we found significant differences in both isotopes, being Vila different from M. Clara and Cima, but not from Raso (Table 2). The isotopic values of the P1 from all colonies were similar to those S8 and R6 of birds that spent the non-breeding period in the Central Atlantic (Fig 2). However, there were no significant differences among colonies in S8 feathers for any isotopic ratio. For R6 feathers, we did not find significant differences in  $\delta^{15}\text{N}$  values among colonies, but there were significant differences in  $\delta^{13}\text{C}$  (Table 2). Regarding the differences for tracked birds between the two non-breeding areas, Central and South Atlantic,  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  values

**Table 2. Mean ( $\pm$ SD) isotopic values of sampled feathers by colonies (Vila, M. Clara, Raso and Cima) and non-breeding areas (Central and South Atlantic). Statistical results of either One-way ANOVA or Krystal-Wallis (K-W) with different letters indicating significant differences in post-hoc multiple comparisons.**

Feathers	Isotopes	Vila	M. Clara	Raso	Cima	Test for colonies	Central Atlantic	South Atlantic	Test for clusters
P1	$\delta^{15}\text{N}$	$11.9 \pm 0.4$ a	$12.7 \pm 0.7$ b	$12.3 \pm 0.5$ ab	$12.6 \pm 0.4$ b	$F_{3,82} = 4.8$ , $P\text{-value} = 0.004$	$12.5 \pm 0.6$	$12.5 \pm 0.7$	$F_{1,84} = 0.2$ , $P\text{-value} = 0.698$
	$\delta^{13}\text{C}$	$-16.2 \pm 0.3$ a	$-16.6 \pm 0.3$ b	$-16.4 \pm 0.2$ ab	$-16.5 \pm 0.3$ b	$F_{3,82} = 5.7$ , $P\text{-value} = 0.001$	$-16.5 \pm 0.3$	$-16.5 \pm 0.3$	$F_{1,84} = 0.0$ , $P\text{-value} = 0.912$
S8	$\delta^{15}\text{N}$	$13.8 \pm 0.8$	$13.9 \pm 1.5$	$13.4 \pm 0.9$	$13.1 \pm 0.6$	$F_{3,82} = 2.5$ , $P\text{-value} = 0.069$	$13.1 \pm 0.8$	$14.6 \pm 1.3$	K-W = 30.6, $P\text{-value} < 0.001$
	$\delta^{13}\text{C}$	$-16.4 \pm 0.4$	$-16.6 \pm 0.5$	$-16.3 \pm 0.2$	$-16.3 \pm 0.2$	K-W = 7.6, $P\text{-value} = 0.056$	$-16.3 \pm 0.3$	$-16.8 \pm 0.3$	K-W = 28.5, $P\text{-value} < 0.001$
R6	$\delta^{15}\text{N}$	$13.8 \pm 2.3$	$13.9 \pm 1.8$	$13.2 \pm 1.3$	$13.0 \pm 1.2$	K-W = 3.8, $P\text{-value} = 0.283$	$12.8 \pm 1.2$	$15.0 \pm 1.6$	K-W = 25.9, $P\text{-value} < 0.001$
	$\delta^{13}\text{C}$	$-16.7 \pm 0.4$ ab	$-17.0 \pm 0.7$ b	$-16.5 \pm 0.3$ a	$-16.5 \pm 0.3$ a	K-W = 9.7, $P\text{-value} = 0.022$	$-16.5 \pm 0.4$	$-17.2 \pm 0.5$	K-W = 30.0, $P\text{-value} < 0.001$

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0198667.t002>

for the P1 did not differ, but there were significant differences for both isotopes in S8 and R6, being the Central Atlantic more depleted in  $\delta^{15}\text{N}$  and more enriched in  $\delta^{13}\text{C}$  values than the South Atlantic (Table 2, Fig 2).

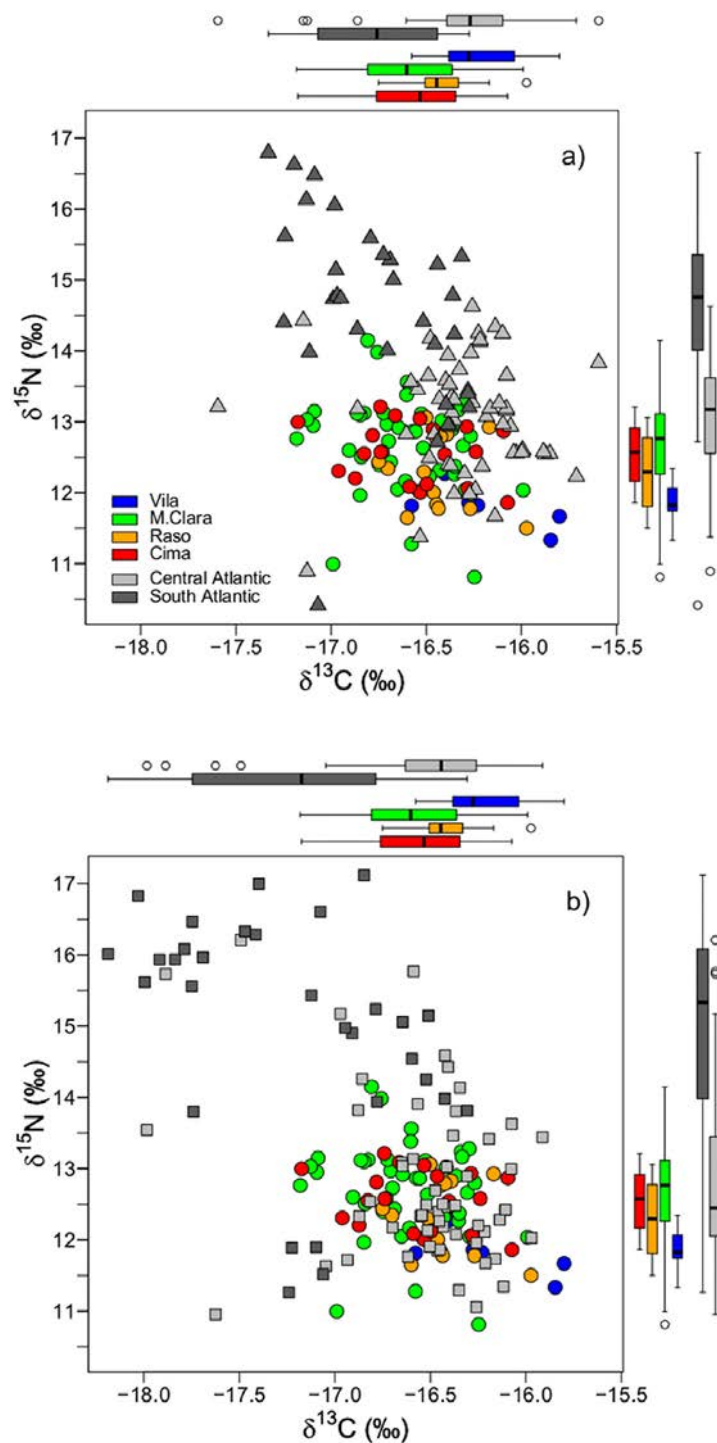
Based on the  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  values, all feathers from tracked birds showed low values of correct assignment to the respective breeding colonies (Table 3). In contrast, S8 and the R6 reached 92% and 81%, respectively, of correct assignment to the corresponding non-breeding areas of the tracked birds (Table 3). Discriminant functions for the non-breeding grounds for Bulwer's petrel are shown in Table 3.

Standard Bayesian Ellipses performed separately by feather type, colony and non-breeding area for tracked birds, showed P1 isotopic values largely overlap among colonies and regardless of the non-breeding areas visited by the birds, except for the birds from Vila that spent the non-breeding period in the South Atlantic, which showed enriched  $\delta^{13}\text{C}$  values. Isotopic values of S8 segregated between the two non-breeding areas for birds breeding in M. Clara and Vila, while overlapped extensively for all birds breeding in Raso and Cima. Isotopic values of R6 segregated between non-breeding areas for birds breeding in all colonies, even though segregation was more pronounced for birds breeding in Vila and Cima than for those breeding in M. Clara and Raso (S2 Fig).

Surface interpolation models for S8 and R6 pointed out geographic differences in the isotopic values between the two non-breeding areas. For both feathers, we found more enriched  $\delta^{15}\text{N}$  and depleted  $\delta^{13}\text{C}$  values for birds wintering in the South Atlantic than for those wintering in the Central Atlantic, with a spot with lower values of  $\delta^{15}\text{N}$  in the South Atlantic closer to the coastline of Brazil. For both isotopes, the gradient was more noticeable for the R6 than for the S8 (Fig 1).

## Discussion

In this study, by combining SIA of different feathers with the migratory tracks of a small oceanic seabird instrumented with geolocators, we showed  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  values in the feathers grown in Central and South Atlantic regions differ. More specifically, we showed these differences are consistent with those known to occur lower in the food web and can be effectively used to infer the non-breeding areas of the Bulwer's petrel in the Central and South Atlantic Ocean. This result agrees with our hypothesis, showing differences in the basal isotopic values propagate through the food web until reaching top predators, therefore indicating that it is possible to use SIA as intrinsic marker to trace large-scale movement of long-distance migrants among vast oceanic waters.



**Fig 2. Biplots of  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  for sampled feathers of tracked animals.** Biplots for P1 and S8 (a), and P1 and R6 (b). P1 are depicted in circles and by colony (blue for Vila,  $n = 7$ , green for M. Clara,  $n = 45$ , orange for Raso,  $n = 15$ , and red for Cima,  $n = 19$ ) and S8 and R6 are depicted with triangles and squares respectively, and by non-breeding areas (grey for Central Atlantic, and dark grey for South Atlantic).

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0198667.g002>



Table 3. Correct classification rates (%) for colonies and non-breeding areas by feather, and discriminant functions using SIA.

	Sample sizes		P1 correct classification (%)		S8 correct classification (%)		R6 correct classification (%)	
	Training	Testing	Training	Testing	Training	Testing	Training	Testing
<b>Breeding colonies:</b>								
Vila	5	2	40.0	50.0	20.0	0.0	0.0	0.0
M. Clara	31	14	51.6	57.1	35.5	21.4	48.4	50.0
Raso	10	5	60.0	0.0	20.0	40.0	50.0	40.0
Cima	12	5	76.9	33.3	38.5	50.0	30.8	33.3
Total	58	26	42.4	40.7	32.2	29.6	40.7	40.7
<b>Non-breeding areas</b>								
Central Atlantic	38	16	51.3	47.1	87.2	94.1	89.7	82.4
South Atlantic	21	9	61.9	77.8	76.2	88.9	66.7	77.8
Total	59	25	55.0	57.7	83.3	92.3	81.7	80.8
<b>Discriminant functions:</b>								
	Central Atlantic				South Atlantic			
8 <sup>th</sup> secondary (S8)	$5.8 \times \delta^{15}N - 116.2 \times \delta^{13}C - 983.7$				$7.0 \times \delta^{15}N - 118.8 \times \delta^{13}C - 1043.9$			
6 <sup>th</sup> rectrix (R6)	$1.3 \times \delta^{15}N - 79.0 \times \delta^{13}C - 660.9$				$2.3 \times \delta^{15}N - 82.2 \times \delta^{13}C - 727.1$			

Correct classification rates (%) obtained using stable isotope analysis ( $\delta^{15}N$  and  $\delta^{13}C$  values) for P1, S8 and R6 of Bulwer's petrel tracked with geolocation, and validation of the discriminant analyses using the testing data. Discriminant functions obtained using  $\delta^{15}N$  and  $\delta^{13}C$  values of S8 and R6 to infer the non-breeding areas of Bulwer's petrel. For each feather, the higher result (for the Central or South Atlantic) indicates the belonging of the bird to that cluster.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0213565.t001>

First, our isotopic results on several feathers of corpses collected at different colony sites unravelled moulting pattern of remiges for this oceanic species. In other sympatric Procellariiformes, such as Cory's shearwater, moulting starts at the end of breeding, while still rearing the chick [34,35]. If this was the case for Bulwer's petrel, and based on plankton marine isoscapes defined along the Atlantic [9,13], we would expect to detect some differences in the isotopic values of P1 feathers among the four studied populations, but this was not the case. The similarity of the isotopic signal from P1 to P5 among birds from different populations indicate the moult of the innermost primary feathers occurs after the breeding period, as previously suggested by [25]. In particular,  $\delta^{15}N$  values of P1, P3 and P5 from corpses from the different populations showed low variability when compared with other feathers (e.g., P10 and S8), also in line with that registered in P1 feathers of the tracked birds (S1 Fig). Indeed, isotopic values of P1 feathers of most populations largely overlapped with those of S8 and R6 feathers from birds that spent the entire non-breeding period on the Central Atlantic, suggesting all birds from different population replaced these feathers in this area. All Bulwer's petrels visited this area at the onset of the non-breeding period and, even those that headed to the South Atlantic in a later stage, first spent some time on it. In addition, isotopic values for birds from Vila, which spent the non-breeding period in the South Atlantic, showed P1 more enriched in carbon than birds from other archipelagos, suggesting that birds from this islet may moult the P1 in a more neritic area [36]. For all the colonies, outermost primary (i.e., P7 and P10) and secondary (S1, S8 and S12) feathers sampled from corpses, as well as those S8 and R6 feathers from tracked birds, showed large variability in their  $\delta^{15}N$  values, particularly when compared to the isotopic variability of P1 feathers. A large variability in the isotopic values of these feathers pointed out these were moulted in different areas with distinct isotopic baselines. Indeed, we found significant differences in the isotopic values of S8 and R6 feathers of tracked birds that wintered in the Central and the South Atlantic Ocean, suggesting these feathers are moulted later in the non-breeding season, when birds are already settled in their main wintering area.



The reduction of the non-breeding areas of tracked birds to its centroid, the limited accuracy of the GLS positions, the difficulty in identifying the staging areas of the Bulwer's petrels over their migratory period, the annual variation in the baseline isotopic values and the variability in the moulting patterns among birds and among populations, may obscure or dilute the relationship between the geographic position of the wintering areas, as indicated by the geolocators, and the isotopic values of the feathers inferred to be moulted in these areas. Despite of all these potentially confounding factors, the isotopic differences of S8 and R6 feathers between tracked birds that wintered in the Central and the South Atlantic Ocean allowed us to correctly assign 92% and 81% of the birds, respectively, to their putative non-breeding areas. Indeed, the geographic isotopic differences found in Bulwer's petrels mirror the marine isoscapes for plankton [8,13]. That is, in general both Bulwer's petrel feathers and plankton showed a gradient with higher  $\delta^{15}\text{N}$  and lower  $\delta^{13}\text{C}$  values in the South than in the Central Atlantic, with an area with lower  $\delta^{15}\text{N}$  values in the South Atlantic closer to the coastline of Brazil. This result indicate baseline isotopic differences between these two areas are propagated through the food web and can be used to study the movements of top predators in oceanic waters.

Our study underline the usefulness of multidisciplinary studies combining SIA and tracking data to bring new insights into the migratory ecology and conservation biology. Firstly, we pointed out how one might unravel unknown moulting patterns of seabird species that are not accessible to researchers during most part of their annual cycle. Secondly, we also described discriminant functions that allow assigning the non-breeding area of any Bulwer's petrel with a good accuracy, which may also be used for other related species feeding on similar prey [37] but more difficult to track using devices, such as storm-petrels (*Hydrobates* spp). Thirdly, we revealed that isotopic baseline differences in oceanic environments are propagated to top predators, allowing us to trace large-scale movements of long-distance migrants by sampling specific tissues (i.e., feathers), opening new opportunities to study the movements of individuals or species that for a number of logistic, economical or ethical reasons cannot be tracked using electronic devices.

## Supporting information

**S1 Table. Total number of GLS loggers deployed and recovered by colony, and number of GLS loggers included in the present study.** Only GLS loggers with data for the last non-breeding period before recovering were included in this study, in order to relate the non-breeding areas with the feathers moulted during the non-breeding period and sampled at GLS logger recovering.  
(DOCX)

**S2 Table. Accepted values of the standard material used in the stable isotopic analysis performed in this study, mean measured ( $\pm$ standard deviation) in the samples of standards materials used, minimum and maximum values for all runs, and number of samples (n).**  
(DOCX)

**S1 Fig. Boxplots of  $\delta^{15}\text{N}$  (a) and  $\delta^{13}\text{C}$  (b) values for the 1<sup>st</sup> (P1), 3<sup>rd</sup> (P3), 5<sup>th</sup> (P5), 7<sup>th</sup> (P7) and 10<sup>th</sup> (P10) primary feathers, the 1<sup>st</sup> (S1), 12<sup>th</sup> (S12) and 8<sup>th</sup> (S8) secondary feathers of Bulwer's petrels found dead at each colony: Vila (in blue, n = 8), M. Clara (green, n = 8), Raso (orange, n = 9) and Cima (red, n = 4). The 6<sup>th</sup> rectrix (R6) of corpses are not represented here because the most of them did not have the tail. Also values for  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  are shown for the P1, S8 and R6 of alive tracked birds that spent the non-breeding period in Central or South Atlantic by colony.**  
(TIF)

**S2 Fig. Biplots of  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  values for P1 (a), S8 (b) and R6 (c) feathers sampled from tracked individuals of Bulwer's petrel.** In each plot, we show isotopic values and Standard Bayesian Ellipses by non-breeding areas (depicted in triangles and discontinuous contours for birds wintering in the Central Atlantic, and in circles and continuous contours for birds wintering in the South Atlantic) and colony (Vila in blue ( $n = 3/4$  for Central/South Atlantic), M. Clara in green ( $n = 25/20$ ), Raso in orange ( $n = 12/3$ ) and Cima in red tones ( $n = 16/3$ )). (TIF)

**S1 File. Isotopic data of corpses and tracked Bulwer's petrels included in the article.** (DOCX)

## Acknowledgments

All the fieldwork was undertaken with authorization of Consejería de Medio Ambiente del Cabildo de Gran Canaria and the Direção Nacional do Ambiente of Cape Verde. We thank Loly Estévez, José Manuel de los Reyes, Pedro Rodrigues, Verónica Cortés, Zuzana Zajkova, Laura Zango, Joël Bried and Verónica C. Neves for help at the fieldwork, Víctor Sanz and Ricard Marcos for laboratory analyses, and Antón D. Pérez Rodríguez for his help in several stages of the study. We are also grateful to the anonymous referee for his/her comments, which improved a previous version of the manuscript.

## Author Contributions

**Conceptualization:** Raúl Ramos, Jacob González-Solís.

**Data curation:** Marta Cruz-Flores, Teresa Militão.

**Formal analysis:** Marta Cruz-Flores.

**Funding acquisition:** Jacob González-Solís.

**Investigation:** Marta Cruz-Flores, Teresa Militão, Raúl Ramos, Jacob González-Solís.

**Methodology:** Teresa Militão, Raúl Ramos, Jacob González-Solís.

**Supervision:** Raúl Ramos, Jacob González-Solís.

**Writing – original draft:** Marta Cruz-Flores.

**Writing – review & editing:** Teresa Militão, Raúl Ramos, Jacob González-Solís.

## References

1. Authier M, Spitz J, Blanck A, Ridoux V. Conservation science for marine megafauna in Europe: Historical perspectives and future directions. *Deep Res Part II Top Stud Oceanogr.* 2017; 141: 1–7. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2017.05.002>
2. Lascelles BG, Notarbartolo G, Sciara D, Agardy MT, Cuttelod A, Eckert S, et al. Migratory marine species: their status, threats and conservation management needs. *Aquat Conserv Mar Freshw Ecosyst.* 2014; 24: 111–127. <https://doi.org/10.1002/aqc.2512>
3. Hays GC, Ferreira LC, Sequeira AMM, Meekan MG, Duarte CM, Bailey H, et al. Key Questions in Marine Megafauna Movement Ecology. *Trends Ecol Evol.* 2016; <https://doi.org/10.1016/j.tree.2016.02.015> PMID: 26979550
4. Kays R, Crofoot MC, Jetz W, Wikelski M. Terrestrial animal tracking as an eye on life and planet. *Science (80-).* 2015; 348: aaa2478. <https://doi.org/10.1126/science.aaa2478> PMID: 26068858
5. López-López P. Individual-Based Tracking Systems in Ornithology: Welcome to the Era of Big Data. *Ardeola.* 2016; 63: 103–136. <https://doi.org/10.13157/arla.63.1.2016.rp5>
6. Burger AE, Shaffer SA. Application of tracking and data-logging technology in research and conservation of seabirds. *Auk.* 2008; 125: 253–264.

7. Somes CJ, Schmittner A, Galbraith ED, Lehmann MF, Altabet MA, Montoya JP, et al. Simulating the global distribution of nitrogen isotopes in the ocean. *Global Biogeochem Cycles*. 2010; 24: 1–16. <https://doi.org/10.1029/2009GB003767>
8. McMahon KW, Hamady LL, Thorrold SR. Ocean ecogeochemistry: a review. *Oceanogr Mar Biol An Annu Rev*. 2013; 51: 327–374. Available: [http://books.google.com/books?hl=en&lr=&id=3XY0AAAAQBAJ&oi=fnd&pg=PA327&dq=Ocean+ecogeochemistry+:+a+review&ots=WLF6RI89p6&sig=5WYNA4AEgx9hiGWti4pGFJPG5\\_k](http://books.google.com/books?hl=en&lr=&id=3XY0AAAAQBAJ&oi=fnd&pg=PA327&dq=Ocean+ecogeochemistry+:+a+review&ots=WLF6RI89p6&sig=5WYNA4AEgx9hiGWti4pGFJPG5_k)
9. McMahon KW, Hamady LL, Thorrold SR. A review of ecogeochemistry approaches to estimating movements of marine animals. *Limnol Oceanogr*. 2013; 58: 697–714.
10. Hobson KA, Wassenaar LI. Tracking animal migration with stable isotopes. London: Academic Press; 2008.
11. Ramos R, González-Solís J. Trace me if you can: the use of intrinsic biogeochemical markers in marine top predators. *Front Ecol Environ*. 2012; 10: 258–266.
12. West JB, Bowen GJ, Dawson TE, Tu KP. Isoscapes: understanding movement, pattern, and process on Earth through isotope mapping. New York: Springer; 2010.
13. Magozzi S, Yool A, Vander Zanden HB, Wunder MB, Trueman CN. Using ocean models to predict spatial and temporal variation in marine carbon isotopes. *Ecosphere*. 2017; 8: e01763. <https://doi.org/10.1002/ecs2.1763>
14. Lindberg MS, Walker J. Satellite telemetry in avian research and management: sample size considerations. *J Wildl Manage*. 2007; 71: 1002–1009. Available: <http://www.bioone.org/doi/full/10.2193/2005-696>
15. Ramos R, González-Solís J, Croxall JP, Oro D, Ruiz X. Understanding oceanic migrations with intrinsic biogeochemical markers. *PLoS One*. 2009; 4: e6236. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0006236> PMID: 19623244
16. Zajková Z, Militão T, González-Solís J. Year-round movements of a small seabird and oceanic isotopic gradient in the tropical Atlantic. *Mar Ecol Prog Ser*. 2017; 579: 169–183. <https://doi.org/10.3354/meps12269>
17. Brooke M. Albatrosses and petrels across the world. Oxford: Oxford University Press; 2004.
18. Flood B, Fisher A. Multimedia identification guide to North Atlantic seabirds: Storm-petrels & Bulwer's Petrel. 2011.
19. Ramos R, Sanz V, Militão T, Bried J, Neves VC, Biscoito M, et al. Leapfrog migration and habitat preferences of a small oceanic seabird, Bulwer's petrel (*Bulweria bulwerii*). *J Biogeogr*. 2015; 42: 1651–1664. <https://doi.org/10.1111/jbi.12541>
20. Rodríguez B, De León L, Martín A. Status and distribution of breeding seabirds in the northern islets of Lanzarote (Canary Islands). *Atl Seabirds*. 2003; 5: 41–56.
21. Phillips RA, Silk JRD, Croxall JP, Afanasyev V, Briggs DR. Accuracy of geolocation estimates for flying seabirds. *Mar Ecol Prog Ser*. 2004; 266: 265–272. <https://doi.org/10.3354/meps266265>
22. McConnell BJ, Chambers C, Fedak MA. Foraging ecology of southern elephant seals in relation to the bathymetry and productivity of the southern ocean. *Antarctic Science*. 1992. pp. 393–398.
23. Austin D, McMillan JI, Bowen WD. A three-stage algorithm for filtering erroneous argos satellite locations. *Mar Mammal Sci*. 2003; 19: 371–383.
24. Monteiro LR, Ramos JA, Furness RW, del Nevo AJ. Movements, morphology, breeding, moult, diet and feeding of seabirds in the Azores. *Colon Waterbirds*. 1996; 19: 82–97. <https://doi.org/10.2307/1521810>
25. Howell SNG. Petrels, Albatrosses & Storm-Petrels of North America. 2012;
26. Calenge C. The package adehabitat for the R software: a tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecol Modell*. 2006; 197: 516–519.
27. R Development Core Team. R: A language and environment for statistical computing [Internet]. 2016. <https://www.r-project.org/>
28. Rousseeuw PJ. Silhouettes: a graphical aid to the interpretation and validation of cluster analysis. *J Comput Appl Math*. 1987; 20: 53–65.
29. Ambrosini R, Møller AP, Saino N. A quantitative measure of migratory connectivity. *J Theor Biol*. 2009; 257: 203–211. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2008.11.019> PMID: 19108778
30. Hennig C. fpc: Flexible Procedures for Clustering. R package version 2.1–10. 2015. p. <https://CRAN.R-project.org/package=fpc>.
31. Sanchez G. DiscriMiner: Tools of the Trade for Discriminant Analysis. R package version 0.1–29. 2013. p. <https://CRAN.R-project.org/package=DiscriMiner>.

32. Jackson AL, Inger R, Parnell AC, Bearhop S. Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER—Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *J Anim Ecol.* 2011; 80: 595–602. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2011.01806.x> PMID: 21401589
33. ESRI. ArcGIS Desktop: release 10.2.2. 2014.
34. Ramos R, Militão T, González-Solís J, Ruiz X. Moulting strategies of a long-distance migratory seabird, the Mediterranean Cory's Shearwater *Calonectris diomedea diomedea*. *Ibis (Lond 1859).* 2009; 151: 151–159. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2008.00877.x>
35. Alonso H, Matias R, Granadeiro JP, Catry P. Molt strategies of Cory's shearwaters *Calonectris diomedea borealis*: the influence of colony location, sex and individual breeding status. *J Ornithol.* 2009; 150: 329–337. <https://doi.org/10.1007/s10336-008-0354-2>
36. France RL. Carbon-13 enrichment in benthic compared to planktonic algae: foodweb implications. *Marine Ecology Progress Series.* 1995. pp. 307–324.
37. Waap S, Symondson WOC, Granadeiro JP, Alonso H, Serra-Gonçalves C, Dias MP, et al. The diet of a nocturnal pelagic predator, the Bulwer's petrel, across the lunar cycle. *Sci Rep.* 2017; 7: 1384. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-01312-3> PMID: 28469170











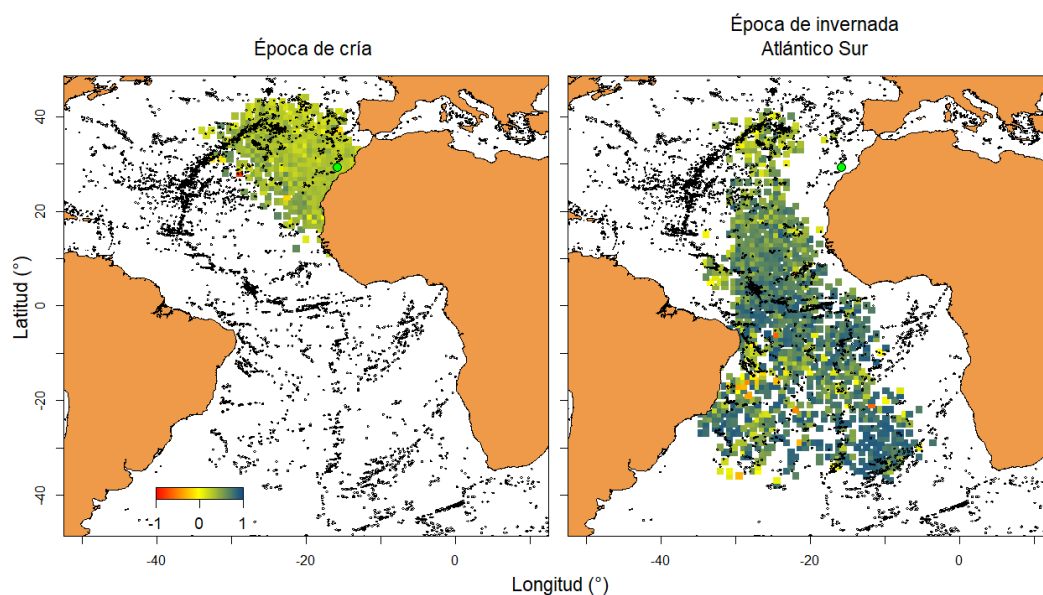
---

## ANEXO 2. FIGURAS

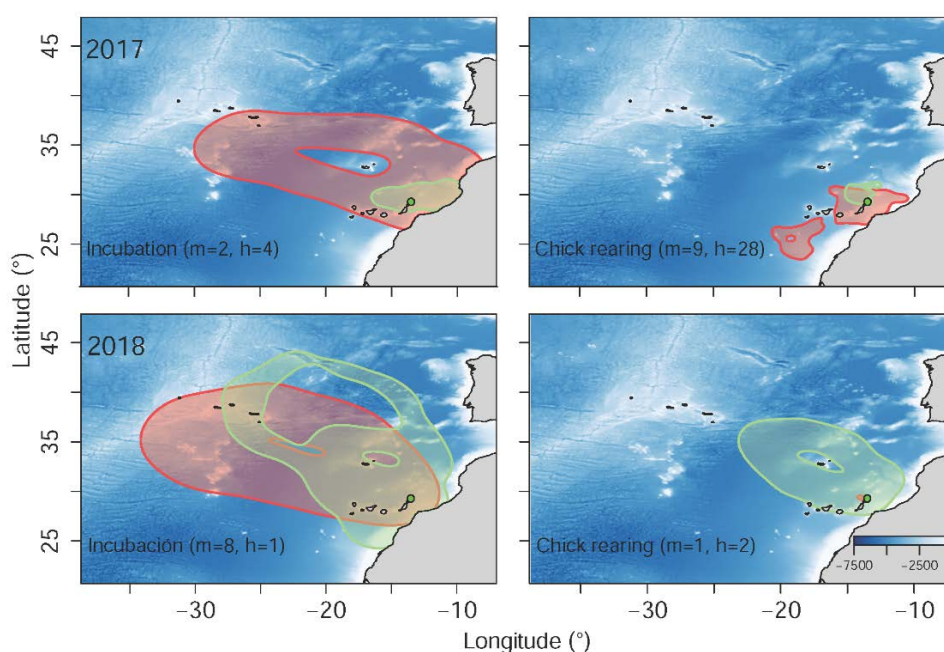
---







**Figura 1.** Índice de vuelo nocturno en la distribución del petrel de Bulwer durante la época de cría (izquierda) y durante la época de invernada para aquellos individuos que migran al Atlántico Sur (derecha). En las cuadrículas de color azul el vuelo es completamente nocturno, y en las cuadrículas rojas completamente diurno. En negro se representa la posición de los montes submarinos (Yesson, Clark, Taylor, & Rogers, 2011).



**Figura 2.** Distribución del petrel de Bulwer durante la incubación y cría del pollo obtenidos a partir de datos de GPS del 2017 y 2018. Contornos de densidad Kernel estimada del 95% son mostrados en verde y rosa para machos y hembras, respectivamente. El punto verde indica la localización de la colonia de estudio, Montaña Clara. El tamaño de muestra representa el número de viajes para machos (m) y hembras (h). En el fondo se representa la batimetría desde 0 m (en blanco) hasta -7500 m (en azul oscuro).

## Referencias

Yesson, C., Clark, M. R., Taylor, M. L., & Rogers, A. D. (2011). The global distribution of seamounts based on 30 arc seconds bathymetry data. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 58(4), 442–453. doi: 10.1016/j.dsr.2011.02.004



